

- Digitalisierte Fassung im Format PDF -

Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen

August Weismann

Die Digitalisierung dieses Werkes erfolgte im Rahmen des Projektes BioLib (www.BioLib.de).

Die Bilddateien wurden im Rahmen des Projektes Virtuelle Fachbibliothek Biologie (ViFaBio) durch die [Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg \(Frankfurt am Main\)](#) in das Format PDF überführt, archiviert und zugänglich gemacht.

AUFSÄTZE
ÜBER
VERERBUNG
UND
VERWANDTE BIOLOGISCHE FRAGEN

VON
|
AUGUST WEISMANN,
PROFESSOR IN FREIBURG I. BR.

MIT 19 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1892.

V O R W O R T.

Die vorliegenden Aufsätze erscheinen hier zum ersten Mal in deutscher Sprache als ein Ganzes, nachdem sie in englischer und französischer Sprache schon früher zusammengefasst worden sind. Sie entstanden einzeln und wurden zuerst in verschiedener Weise veröffentlicht, und zwar im Laufe eines vollen Jahrzehents, von 1881—1891, wie sie denn auch ihre Entstehung nicht einem vorgefassten Plan verdanken. Wenn sie trotzdem innerlich zusammenhängen, so beruht dies auf der inneren Verwandtschaft und der natürlichen Entwicklungskraft der darin behandelten Ideen, von welchen keine allein für sich einen Abschluss gestattete, sondern zu einer folgenden hinleitete.

Wenn die Aufsätze sich auch einer gemeinverständlichen Darstellung und Sprache befleißigen, so sind es doch keine populären Aufsätze in dem gewöhnlichen Sinne, d. h. sie wollen nicht bekannte Ansichten weiteren Kreisen zugänglich machen, sondern neue Ansichten zur Geltung bringen. Es sind Untersuchungen, wenn auch nicht solche, welche durchaus auf Mikroskop und Lupe, ich meine auf neuen Beobachtungen beruhen, sondern solche, welche sich vielfach auf bereits bekannte Thatsachen stützen, diese aber in neuer Weise verbinden und beleuchten. Wohl bringen mehrere der Aufsätze auch neue Thatsachen bei, aber selbst

in diesen möchte ich ein grösseres Gewicht auf die Art ihrer Verwerthung legen, als auf den blossen Thatsachen-Zuwachs. Denn so unerlässlich auch die Feststellung immer zahlreicherer thatsächlicher Verhältnisse durch die Beobachtung ist, der Fortschritt unserer Erkenntniss liegt nicht in den nackten Thatsachen, sondern in ihrer richtigen Deutung.

Ich habe die ersten Aufsätze unverändert gelassen, auch in solchen Punkten, in welchen meine Einsicht später fortgeschritten ist, wie dies besonders in Bezug auf die Deutung der lange Zeit so räthselvollen „Richtungskörperchen“ des Eies der Fall ist. Ich hätte da Nichts ändern können, ohne den ganzen Gedankengang umzugestalten, aber ich wollte auch Nichts ändern, weil es mir nicht ohne Interesse für den Leser zu sein schien, der Entwicklung der Wahrheit aus dem Irrthum zu folgen und zu sehen, auf wie verschlungenem Pfade oft die richtige Erkenntniss erst erreicht wird. Um indessen nicht im Zweifel zu lassen, welche der ausgesprochenen Ansichten nur Durchgangspunkte zu besserer Einsicht waren, habe ich dies in Anmerkungen und Hinweisen auf die späteren Aufsätze kenntlich gemacht. In Bezug auf die Hauptprobleme haben sich mir aber die schon in den ersten Aufsätzen angedeuteten Ansichten im Laufe der späteren Untersuchungen nur immer mehr befestigt; in Bezug auf diese Hauptpunkte also bleiben die Darlegungen der früheren Aufsätze auch heute noch vollkommen gültig, wenn sie wohl auch erst im Verlauf der folgenden ihre vollständige Begründung finden mögen. Denn sie alle sind nur Entwicklungsstufen meiner biologischen Erkenntniss, die späteren ruhen auf den früheren und sind aus ihnen hervorgewachsen.

Aus diesem Grunde möchte ich auch wünschen, dass die Aufsätze nicht in beliebiger Reihenfolge gelesen würden, sondern in der Ordnung ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge, so wie sie in diesem Buche eingehalten ist. Doch mögen davon die Nummern IX und X ausgenommen sein, die mit den übrigen in einem etwas lockeren Verband stehen.

Ich glaube, wer die Aufsätze so durchliest und sich bewusst ist, was wir vor 1880 über geschlechtliche Fortpflanzung, Vererbung, Leben und Tod u. s. w. wussten und dachten, der wird sich dem Gefühl nicht entziehen können, dass unsere biologische Erkenntniss im Laufe dieses Jahrzehents nicht unerheblich fortgeschritten ist und dass wir grade über bisher dunkelste Punkte zu einem erfreulichen Grade von Klarheit gelangt sind. Er wird vielleicht zugleich zugeben, dass es doch nicht bloß die sogenannte exacte Methode ist, welche Fortschritt bringt, sondern dass grade die specifischen Probleme des Lebens ungelöst bleiben müssten, wollte man ihnen nur mit Messen, Wägen und Rechnen beizukommen suchen. Freilich ist es nur ein relativer Grad von Einsicht, zu dem wir auf diesem Wege des Beobachtens, Schliessens und Errathens, und wieder des Beobachtens und Schliessens gelangen, aber kein Weg führt zu der vollkommenen Erkenntniss.

Jedenfalls kann ich sagen, dass ich von dem Erfolg dieses Buches sehr befriedigt sein würde, wenn es dem Leser auch nur halb so viel Freude gewähren sollte, als es mir gebracht hat, da ich es schrieb.

Freiburg i. Br., 16. Juli 1892.

August Weismann.

INHALTSÜBERSICHT.

	Seite
I. Ueber die Dauer des Lebens (1882)	1
II. Ueber die Vererbung (1883)	73
III. Ueber Leben und Tod (1884)	123
IV. Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung (1885)	191
V. Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selections- theorie (1886)	303
VI. Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung (1887)	397
VII. Vermeintliche botanische Beweise für eine Vererbung er- worbener Eigenschaften (1888)	465
VIII. Ueber die Hypothese einer Vererbung von Verletzungen (1889)	504
IX. Ueber den Rückschritt in der Natur (1886)	547
X. Gedanken über Musik bei Thieren und beim Menschen (1889)	587
XI. Bemerkungen zu einigen Tages-Problemen (1890)	639
XII. Amphimixis oder die Vermischung der Individuen (1891) . .	673
Index	827



UEBER
DIE DAUER DES LEBENS.

EIN VORTRAG.

JENA 1882.

VORWORT.

Der vorliegende Vortrag wurde auf der deutschen Naturforscherversammlung zu Salzburg am 21. September 1881 gehalten, im Wesentlichen so, wie er hier abgedruckt ist. Nur wenige längere Darlegungen sind eingeschoben worden, die beim mündlichen Vortrag der gebotenen Kürze halber hatten wegfallen müssen und die deshalb auch im ersten Abdruck der Rede in den Verhandlungen der 54^{sten} Naturforscherversammlung nicht enthalten sind.

Weitere Einschaltungen wären ohne wesentliche formelle Umgestaltung nicht thunlich gewesen, und so habe ich unter Anderm auch darauf verzichtet, einen Zusatz in den Text aufzunehmen, der eigentlich besser dorthin gehörte, als in den „Anhang“, wo er jetzt als achter Abschnitt desselben steht. Er füllt eine Lücke aus, die der angedeuteten Rücksicht halber im Text gelassen worden war, indem er versucht, eine Erklärung für den normalen Tod der Gewebe-Zelle zu geben, eine Erklärung, die verlangt werden muss, wenn andererseits behauptet wird, dass die einzelligen Organismen auf ewige Dauer eingerichtet sind.

Die übrigen Zusätze des „Anhangs“ enthalten theils weitere Ausführungen, theils Belege der im Text dargelegten Ansichten, vor Allem eine Zusammenstellung der mir bekannten Beobachtungen über die Lebensdauer einiger Thiergruppen. Viele und wohl mit die ge-

nauesten Daten verdanke ich der brieflichen Mittheilung hervorragender Special-Forscher. So hatte Herr Dr. Hagen in Cambridge (Amerika) die Freundlichkeit, mir seine Erfahrungen über Insekten verschiedner Ordnungen mitzutheilen, Herr W. H. Edwards in West-Virginia und Herr Dr. Speyer in Rhoden die ihrigen über Schmetterlinge. Herr Dr. Adler in Schleswig sandte mir Angaben über die Lebensdauer der Gallwespen, die dadurch noch besondern Werth besitzen, dass sie von sehr genauen Beobachtungen der Lebensverhältnisse begleitet sind und so eine direkte Prüfung der Faktoren zulassen, von denen ich die Lebensdauer hauptsächlich abhängig glaube. Sir John Lubbock in London und Herr Dr. August Forel in Zürich hatten die Güte, mir ihre Beobachtungen über Ameisen mitzutheilen und Herr S. Clessin in Ochsenfurth die seinigen über einheimische Land- und Süßwasser-Mollusken.

Wenn ich diese werthvollen Mittheilungen hier zusammen mit dem, was ich aus der Litteratur über Lebensdauer zusammentragen konnte und dem Wenigen, was ich selbst an Beobachtungen darüber besitze, veröffentliche, so hoffe ich damit die Anregung zu weiteren Beobachtungen auf diesem noch äusserst spärlich bebauten Felde zu geben. Die Ansichten, welche ich in diesem Vortrage entwickelt habe, basiren auf einer verhältnissmässig kleinen Anzahl von Thatsachen, wenigstens soweit es die Lebensdauer der Arten betrifft. Je mehr sichere Daten hinzukommen, je genauer zugleich mit der Dauer des Lebens auch die Verhältnisse des Lebens festgestellt werden, um so sicherer werden auch unsere Ansichten über die Ursachen begründet werden können, welche die Dauer des Lebens bestimmen.

Neapel, d. 6. December 1881.

Der Verfasser.



Hochgeehrte Versammlung!

Wenn ich mir heute erlauben darf, Ihnen einige Gedanken über die Dauer des Lebens darzulegen, so kann ich kaum besser beginnen als mit einem einfachen, aber inhaltschweren Wort von Johannes Müller. Dasselbe lautet:

„Die organischen Körper sind vergänglich; indem sich das Leben mit einem Schein von Unsterblichkeit von einem zum andern Individuum erhält, vergehen die Individuen selbst.“

Lassen wir die allgemeine Richtigkeit dieses Satzes einstweilen dahingestellt, so ist doch so viel ausser Zweifel, dass das Leben des Individuums seine natürlichen Grenzen hat, wenigstens bei all den Thieren und Pflanzen, welche der nicht naturforschende Mensch zu beobachten gewohnt ist.

Es ist aber auch weiter ausser Zweifel, dass diese Grenzen sehr verschieden weit gesteckt sind, je nach der Thier- oder Pflanzenart. Der Unterschied ist so augenfällig, dass er auch im Volksmund längst seine Formulirung gefunden hat. Nach Jakob Grimm sagt ein mittelhochdeutscher Spruch: „Ein Zaun(könig) währt 3 Jahr, ein Hund 3 Zaunalter, ein Ross 3 Hundsalter, ein Mann 3 Rossalter, macht 81 Jahre. Der Esel erreicht 3 Menschenalter, die Schneegans 3 Eselsalter, die Krähe 3 Gänsealter, der Hirsch 3 Krähenalter, die Eiche 3 Hirschesalter.“

Danach würde der Hirsch ein Alter von 6000 Jahren, die Eiche ein solches von 20,000 Jahren erreichen; der Spruch

beruht also wohl nicht auf einer sehr exakten Beobachtung, aber der allgemeine Sinn desselben, dass die Dauer der Lebewesen eine sehr verschiedene sei, ist richtig.

Da liegt denn die Frage nahe, worauf wohl diese grosse Verschiedenheit beruht, warum den Individuen die süsse Gewohnheit des Daseins in so verschiedenem Maasse zugemessen ist?

Man wird zunächst geneigt sein, darauf zu antworten: auf der körperlichen Verschiedenheit der Arten, auf Bau und Mischung, und in der That laufen alle Erklärungsversuche, welche bisher aufgetaucht sind, auf diese Vorstellung hinaus.

Dennoch genügt diese Erklärung nicht. Allerdings muss in letzter Instanz die Ursache der Lebensdauer im Organismus selbst liegen, da sie sich nicht ausserhalb desselben befinden kann, allein Bau und Mischung, kurz die physiologische Constitution des Körpers, sind nicht die einzigen Momente, welche die Dauer des Lebens bestimmen. Das erkennt man sofort, wenn man versucht, die vorliegenden Thatsachen aus diesen Momenten allein abzuleiten.

Zunächst kommt hier in Betracht: die Körpergrösse. — Die längste Lebensdauer von allen Organismen der Erde besitzen die grossen Bäume. Die Adansonien der Capverdi'schen Inseln sollen 6000 Jahre alt werden. Unter den Thieren sind es auch wiederum die grössten, welche das höchste Alter erreichen, der Walfisch lebt sicherlich einige Jahrhunderte, der Elefant wird 200 Jahre alt, und es hält nicht schwer, nach abwärts eine Reihe von Thieren aufzuführen, bei welcher die Lebensdauer ungefähr parallel der Körpergrösse abzunehmen scheint. So lebt das Pferd 40 Jahre, die Amsel 18, die Maus 6 Jahre, viele Insekten nur ein Paar Wochen.

Sieht man sich aber etwas genauer um, so findet man, dass dasselbe Alter von 200 Jahren, welches der Elefant erreicht, auch von viel kleineren Thieren, wie Hecht und Karpfen, erreicht wird; 40 Jahre alt wird ausser dem Pferd auch die Kröte und die Katze, und die etwa faustgrosse See-Anemone

wird über 50 Jahre alt, wie schliesslich das Schwein und der Flusskrebs dieselbe Lebensdauer von 20 Jahren besitzen, obwohl letzterer nicht den 100^{sten} Theil des Gewichtes vom Schwein erreicht.

Es ist also jedenfalls nicht die Körpergrösse allein, welche das Lebensmaass bestimmt. Dennoch besteht eine Beziehung zwischen beiden; das grosse Thier lebt wirklich schon deshalb, weil es gross ist, länger als ein kleines; es hätte überhaupt gar nicht zu Stande kommen können, wenn ihm nicht eine längere Lebensdauer bewilligt werden konnte.

Niemand wird glauben, dass der Kolossalbau eines Elefanten in 3 Wochen aufgerichtet werden könnte, wie der einer Maus, oder gar in 1 Tag, wie der einer Fliegenlarve. Die Tragzeit eines Elefanten dauert nicht viel weniger als 2 Jahre und die Jugend desselben etwa 24 Jahre!

Aber auch das erwachsene, grosse Thier braucht mehr Zeit als das kleine, um die Erhaltung der Art zu sichern. Leuckart und später Herbert Spencer haben schon betont, dass die ernährenden Flächen des Thiers mit seiner Grösse nur im Quadrat, die Masse desselben aber im Kubus zunimmt. Daraus folgt, dass, je grösser das Thier ist, um so schwieriger und langsamer kann es einen Ueberschuss von Nahrung über den Verbrauch hinaus assimiliren, um so langsamer kann es sich fortpflanzen.

Wenn aber auch im Allgemeinen gesagt werden kann, dass Wachstums- und Lebensdauer bei grossen Thieren grösser sind, als bei kleinen, so besteht doch kein festes Verhältniss zwischen beiden, und Flourens war im Irrthum, wenn er glaubte, die Lebensdauer betrage stets das Fünffache der Wachstumsdauer. Beim Menschen mag dies zutreffen, wenn wir seine Wachstumsdauer auf 20, seine Lebensdauer auf 100 Jahre ansetzen, aber schon bei zahlreichen andern Säugethieren stimmt es nicht. So lebt das Pferd 40, ja 50 Jahre — wenigstens kommt das letztere Alter kaum seltner vor als beim Menschen das Alter von 100 Jahren; mit 4 Jahren aber

Wenn ich von Zwecken rede, so meine ich es nur bildlich und stelle mir keineswegs die Natur bewusst arbeitend vor. Aber es ist eine kurze und bequeme Ausdrucksweise, bei der man ja durchaus nicht zu vergessen braucht, dass die scheinbaren Zwecke in Wahrheit oder wenigstens doch in erster Linie nur nothwendig und unbewusste Wirkungen der vorhandenen Naturkräfte sind. Wir können der figürlichen Redewendungen nicht entbehren, wenn wir nicht geschmacklos ins Breite gehen wollen, und so bitte ich im Voraus, mir diese und ähnliche Lizenzen noch öfters gestatten zu wollen.

Wenn ich vorhin die Lebensdauer in eine gewisse Beziehung zur Körpergrösse setzte, so hätte ich gleich noch ein Moment hinzufügen können, welches in ähnlicher Weise wirkt, nämlich die Complication des Baues. Zwei Wesen von gleicher Körpergrösse erfordern doch eine ungleiche Zeit zu ihrer Herstellung, wenn sie von ungleicher Organisationshöhe sind. Es gibt niederste Thiere, Wurzelfüusser, welche einen Durchmesser von $\frac{1}{2}$ Mm. erreichen, also grösser sind, als viele Insekteneier. Dennoch theilt sich eine Amöbe unter günstigen Umständen innerhalb 10 Minuten in 2 Thiere, während kein Insektenei sich unter 24 Stunden zum jungen Thier gestaltet. Die grosse Menge von Zellen, die hier aus der einen Eizelle hervorgehen muss, erfordert zu ihrer Bildung mehr Zeit.

So sehen wir, dass in der That die eigene Constitution des Thieres seine Lebensdauer mit bestimmen hilft, wenigstens nach der einen Seite hin, nach abwärts, indem sie das Minimum von Dauer festsetzt, unter welches nicht herabgegangen werden kann, soll das Thier überhaupt in reifem Zustand zu Stande kommen. Damit ist aber nur ein Theil der Lebensdauer gegeben, denn als diese haben wir das Maximum von Zeit zu betrachten, während der ein Thierkörper ausdauern kann.

Nun hat man allerdings bisher immer angenommen, dass eben dieses Maximum auch ausschliesslich von der Constitution des Thiers bestimmt würde, allein dies ist ein Irrthum. Die

Stärke der Feder, welche die Lebensuhr treibt, hängt keineswegs bloß von der Grösse der Uhr ab, oder dem Material, aus welchem sie gemacht ist — oder um aus dem Bilde zu kommen: die Lebensdauer wird nicht allein durch die Grösse des Thieres, die Complicirtheit seines Baues und die Raschheit seines Stoffwechsels bestimmt. Einer solchen Auffassung stellen sich Thatsachen ganz bestimmt und entscheidend entgegen.

Wie wollten wir es von diesem Standpunkte aus erklären, dass die Weibchen und Arbeiterinnen der Ameisen mehrere Jahre leben, während die Männchen kaum ein Paar Wochen ausdauern? Beide Geschlechter unterscheiden sich weder durch Körpergrösse irgend erheblich, noch durch Complication des Baues, noch durch das Tempo des Stoffwechsels, sie sind nach allen diesen drei Richtungen als identisch anzusehen, und dennoch solch ein Unterschied in der normalen Dauer des Lebens!

Ich werde später wieder auf diesen und ähnliche Fälle zurückkommen, für jetzt scheint mir damit jedenfalls soviel bewiesen, dass die physiologischen Verhältnisse sicherlich nicht die einzigen Regulatoren der Lebensdauer sein können, dass sie allein es nicht sind, welche die Stärke der Feder der Lebensuhr bestimmen, dass vielmehr in Uhren von nahezu gleicher Beschaffenheit Federn verschiedener Stärke eingesetzt werden können.

Das Gleichniss hinkt, indem im Organismus keine besondere Kraft angenommen werden kann, die die Dauer desselben bestimmt, aber es trifft zu, indem es anschaulich macht, dass die Lebensdauer vorwiegend durch etwas von aussen Kommendes dem Organismus aufgezwungen wird. Die äussern Bedingungen des Lebens sind es, welche dem Organismus gewissermaassen die Feder einsetzen, die seine Dauer bestimmt, oder besser, die ihn selbst zu einer Feder von bestimmter Stärke machen, welche nach bestimmter Zeit ihre Spannkraft verliert.

Um es kurz zu sagen, so scheint es mir nicht zweifelhaft, dass die Lebensdauer wesentlich auf Anpassung an die äussern Lebensverhältnisse beruht, dass sie normirt, d. h. verlängert oder verkürzt werden kann, je nach dem Bedürfniss der betreffenden Art, dass sie genau durch denselben mechanischen Regulationsprocess geregelt wird, durch den auch der Bau und die Funktionen des Organismus seinen Lebensbedingungen angepasst werden.

Nehmen wir einmal an, es sei so, und fragen wir, wie müsste sich die Lebensdauer der Thiere dann gestalten?

Zunächst wäre vorzuschicken, dass bei der Regulirung der Lebensdauer lediglich das Interesse der Art in Betracht käme, nicht etwa das des Individuums. Das ist für Jeden selbstverständlich, der überhaupt einmal den Selectionsprocess durchgedacht hat, und ich brauche mich dabei nicht aufzuhalten. Es ist für die Art an und für sich gleichgültig, ob das Individuum länger oder kürzer lebt, für sie kommt es nur darauf an, dass die Leistungen des Individuums für die Erhaltung der Art ihr gesichert werden. Diese Leistungen bestehen in der Fortpflanzung, in der Hervorbringung eines für den Bestand der Art genügenden Ersatzes der durch Tod abgehenden Individuen. Sobald das Individuum seinen Beitrag zu diesem Ersatz geleistet hat, hört es auf, für die Art Werth zu haben, es kann zur Ruhe gehen, es hat seine Pflicht erfüllt. Nur dann behält es noch länger Interesse für die Art, wenn Brutpflege hinzukommt, wenn die Aeltern ihre Sprösslinge nicht bloß einfach in die Welt setzen, sondern auch noch eine Zeit lang für sie sorgen, sei es, dass sie dieselben nur beschützen, sei es, dass sie sie zugleich auch ernähren, oder schliesslich sie noch in höherer Weise zum selbstständigen Leben heranziehen, indem sie sie unterrichten. Letzteres kommt nicht bloß beim Menschen vor, sondern — wenn auch in viel geringerem Grad bei Thieren; die Vögel lehren ihren Jungen das Fliegen.

Wir werden also erwarten müssen, dass im Allge-

meinen das Leben die Fortpflanzungszeit nicht erheblich überdauere, es sei denn, dass die betreffende Art Brutpflege ausübe.

So finden wir es auch in der That. Alle Säugethiere, alle Vögel überleben ihre Fortpflanzungszeit, auf der andern Seite hört bei allen Insekten das Leben mit der Fortpflanzung auf, mit einziger Ausnahme der Arten mit Brutpflege, und auch bei niedern Thieren ist dies der Fall, soweit wir urtheilen können.

Damit ist indessen noch nicht die Lebendauer selbst gegeben, sondern nur ihr relativer Endpunkt. Die Dauer selbst wird einmal davon abhängen, wie lange das Thier zur Reife braucht, also von der Länge der Jugendzeit und zweitens von der Dauer der Reifezeit, d. h. davon, wie lange Zeit das Individuum braucht, um die für die Erhaltung der Art nöthige Anzahl von Nachkommen zu liefern. Grade dieser Punkt wird nun aber sehr wesentlich mitbestimmt durch die äussern Lebensbedingungen.

Es gibt keine Thierart, die nicht der Zerstörung durch Zufälligkeiten ausgesetzt wäre, durch Hunger oder Kälte, durch Dürre oder Nässe, oder schliesslich durch Feinde, sei es dass sie als förmliche Raubthiere, sei es dass sie als Schmarotzer, oder als epidemische Krankheiten auftreten. Wir wissen ja auch, dass diese zufälligen Todesursachen nur scheinbar, und jedenfalls nur in Bezug auf das einzelne Individuum wirklich zufällige sind, dass sie aber in Wahrheit mit der grössten Regelmässigkeit viel zahlreichere Individuen zerstören, als durch den natürlichen Tod zu Grunde gehen. Sind ja doch Tausende von Arten in ihrer Existenz auf die Zerstörung andrer Arten angewiesen, kann man doch z. B. die Myriaden kleiner Kruster, welche unsre Seen bevölkern, gradezu als Fischnahrung bezeichnen.

Es lässt sich nun leicht einsehen, dass das einzelne Individuum um so mehr — *ceteris paribus* — dieser Zer-

störung durch Accidentien ausgesetzt ist, je länger die Zeit seines natürlichen Lebens dauert. Je länger also das Individuum braucht, um die für den Bestand der Art erforderliche Nachkommenzahl zu produciren, um so zahlreichere Individuen werden durch Accidenz sterben, ehe sie ihre Pflicht gegen die Art ganz erfüllt haben. Es folgt daraus einmal, dass die Zahl der von dem einzelnen Individuum zu leistenden Nachkommen um so grösser sein muss, je länger seine Fortpflanzungszeit ist; es folgt aber weiter noch der auf den ersten Blick überraschende Satz, dass die Tendenz der Natur nicht etwa darauf ausgeht, den Individuen im reifen Zustand ein möglichst langes Leben zu sichern, sondern im Gegentheil dahin, die Fortpflanzungs- und damit also auch die Lebensdauer so kurz zu normiren, als nur immer möglich. Doch bezieht sich dies nur auf Thiere, nicht auf Pflanzen.

Dies klingt sehr paradox, aber die Thatsachen erweisen es als richtig. Zunächst scheinen allerdings die zahlreichen Fälle einer bedeutend langen Lebensdauer dieses Resultat der Deduktion zu widerlegen, der Widerspruch löst sich aber bei näherem Zusehen.

So besitzen die Vögel im Allgemeinen eine auffallend lange Lebensdauer. Selbst die kleinsten einheimischen Sänger leben 10 Jahre lang, Nachtigall und Amsel 12—18 Jahre, ein Eiderganspaar wurde 20 Jahre lang auf demselben Nistplatz beobachtet, und man glaubt, dass diese Vögel gegen 100 Jahre alt werden können: ein Kuckuck, der an einem etwas fehlerhaften Ruf kenntlich war, wurde 33 Jahre nacheinander in demselben Waldbezirk gehört. Sumpf- und Raubvögel werden noch viel älter, sie sehen zum Theil die Geschlechter der Menschen kommen und gehen. So erzählt Schinz von einem Lämmergeyer, den man oft auf einem Felsblock mitten im Eismeer bei Grindelwald sitzen sah und den die ältesten Männer von Grindelwald in ihrer Jugend schon auf der nämlichen Stelle bemerkt hatten. Ein weissköpfiger Geyer der Schönbrunner Menagerie hielt

sich 118 Jahre lang in Gefangenschaft, und von Adlern und Falken hat man mehrfache Beispiele, dass sie meist über 100 Jahre alt werden. Wer kennt endlich nicht A. von Humboldt's Aturen-Papagey, von dem die Indianer sagten, man verstehe ihn nicht, weil er die Sprache des untergegangenen Aturen-Stammes spreche?

Es fragt sich nun: Inwiefern kann diese uns lang erscheinende Lebensdauer dennoch als die kürzeste aufgefasst werden, welche möglich war, als das mögliche Minimum?

Mir scheint, dass hier hauptsächlich 2 Momente in Betracht kommen, einmal der Umstand, dass die Brut der Vögel einer grossen Zerstörung ausgesetzt ist und zweitens, dass ihr auf den Flug berechneter Körper eine grosse Fruchtbarkeit ausschliesst.

Viele Vögel legen nur 1 Ei, wie die Sturmvögel, Taucher, Lummen und andre Seevögel und brüten, wie überhaupt die meisten Vögel, nur 1 Mal im Jahr; andre legen 2 Eier, wie viele Raubvögel, Tauben, Kolibris; nur schlechte Flieger, wie die Hühner und Fasanen bringen eine grosse Anzahl von Eiern hervor, d. h. gegen 20; aber grade bei diesen ist die Brut sehr der Zerstörung preisgegeben. Ueberhaupt gibt es wohl keine Vogelart, bei der dies gar nicht der Fall wäre. Selbst bei dem mächtigsten unsrer einheimischen Raubvögel, dem Steinadler, den alle Thiere fürchten und dessen an der Felswand hängender Horst jedwedem Raubgesindel unzugänglich ist, geht nicht selten schon das Ei durch Nachfröste und späten Schnee zu Grunde, und später im Winter hat der junge Vogel den grimmigsten Feind, den Hunger, zu bestehen. Bei den meisten Vögeln ist aber schon das kaum gelegte Ei zahlreichen Nachstellungen lebendiger Feinde ausgesetzt, Marder und Iltis, Katzen und Eulen, Bussarde und Raben stellen ihnen nach. Dazu kommt dann später noch die Zerstörung der hilflosen Jungen durch dieselben Feinde, der Kampf mit Kälte und Hunger im Winter, oder

aber die vielfachen Gefahren beim Ziehen über Land und Meer, die grade die jungen Vögel unbarmherzig decimiren.

Direkt lässt sich die Höhe der Zerstörung nicht ermitteln, aber auf indirektem Wege kann man sich ein ungefähres Bild davon machen. Nehmen wir mit Darwin und Wallace an, dass bei den meisten Arten eine gewisse Stabilität in der Zahl der gleichzeitig lebenden Individuen eingetreten ist, so zwar, dass auf einem bestimmten Wohngebiet die Zahl der Individuen sich innerhalb eines grösseren Zeitraums annähernd gleich bleibt, so brauchte man nur die Fruchtbarkeit einer Art zu kennen und ihre durchschnittliche Lebensdauer, um daraus die Zerstörungsziffer zu berechnen. Leider kennt man das Durchschnittsalter des reifen Vogels kaum für irgend eine Art mit Genauigkeit. Nehmen wir aber einmal an, dasselbe betrage für eine Art 10 Jahre und diese bringe jährlich 20 Eier hervor, so würden also von den 200 Eiern, welche während der zehnjährigen Lebensdauer gelegt würden, 198 zu Grunde gehen und nur 2 wieder zu reifen Vögeln werden. Oder setzen wir — um ein konkretes Beispiel zu nehmen — die durchschnittliche Lebensdauer des Steinadlers auf 60 Jahre, seine Jugendzeit — sie ist nicht genau bekannt — auf 10 Jahre und lassen wir ihn 2 Eier jährlich hervorbringen, so würde also ein Paar in 50 Jahren 100 Eier legen, von denen aber nur 2 wieder zu erwachsenen Vögeln heranwachsen; ein Adlerpaar würde also durchschnittlich nur alle 50 Jahre dazu gelangen, ein Paar Junge gross zu ziehen. Diese Berechnung wird eher hinter der Wahrheit zurückbleiben, als sie übertreiben; sie genügt aber, um klar zu machen, dass in der That die Zerstörung der Brut eine sehr hohe Ziffer erreichen muss bei den Vögeln (1).

Wenn dies aber feststeht, und zugleich die Fruchtbarkeit aus physikalischen und andern Gründen nicht gesteigert werden darf, dann gibt es kein andres Mittel für die Erhaltung der Vogelarten, als ein langes Leben. Wir haben somit dasselbe als eine Nothwendigkeit erkannt.

Ich habe vorhin schon darauf hingewiesen, dass grade die

Vögel sehr deutlich zeigen, wie die rein physiologischen Verhältnisse durchaus nicht ausreichen zur Erklärung der Lebensdauer. Obgleich bei allen Vögeln das Leben rascher pulsirt, die Bluttemperatur höher ist als bei den Säugethieren, übertreffen sie diese doch bei Weitem an Lebensdauer. Nur die Riesen unter den Säugethieren, wie Walfisch, Elefant, erreichen oder übertreffen vielleicht noch die langlebigsten Vögel; vergleicht man aber nach dem Körpergewicht, so sind die Säuger überall im Nachtheil. Selbst so grosse Thiere, wie Pferd und Bär, überschreiten nicht ein Alter von 50 Jahren, der Löwe wird etwa 35 Jahre alt, das Wildschwein 25, das Schaf 15, der Fuchs 14, der Hase 10, das Eichhörnchen und die Maus 6 Jahre (2). Nun wiegt aber selbst der mächtige Steinadler nicht mehr als 9 bis höchstens 12 Pfund! steht also dem Gewicht nach zwischen Hasen und Fuchs, die er aber Beide um das Zehnfache an Lebensdauer übertrifft.

Dies findet seine Erklärung einerseits in der viel grösseren Fruchtbarkeit der kleinen Säugethiere — man denke an Maus, Kaninchen, Schwein — andererseits in der viel geringeren Zerstörung der Jungen bei den grösseren Säugern. Das für die Erhaltung der Art nöthige Minimum von Lebensdauer ist ein weit kleineres, als bei den Vögeln. Auch hier sind wir freilich von einer präzisen Berechnung der Zerstörungsziffer noch weit entfernt; aber es lässt sich doch einsehen, dass allein schon die intrauterine Entwicklung den Säugern einen grossen Vorthail gegenüber den Vögeln gewährt; bei ihnen kann die Zerstörung der Jungen doch erst mit deren Geburt beginnen, bei den Vögeln beginnt sie schon während der Embryonalentwicklung. Dazu kommt dann noch weiter, dass viele Säuger ihre Jungen noch lange Zeit vor Feinden beschützen.

Ich muss darauf verzichten, näher ins Einzelne einzugehen, oder gar etwa sämtliche Klassen des Thierreichs darauf durchzugehen, ob und inwiefern sie mit den hier aufgestellten Principien übereinstimmen. Es wäre übrigens zur Stunde

auch noch gänzlich unausführbar, alle, oder auch nur die meisten Klassen des Thierreichs zu dieser Untersuchung heranzuziehen, weil unsre Kenntnisse über die Lebensdauer der Thiere höchst dürftige sind. Das Interesse an biologischen Studien hat in neuerer Zeit sehr zurückstehen müssen hinter dem an den morphologischen Problemen. Sie finden deshalb in den neueren Hand- und Lehrbüchern der Zoologie fast oder wirklich Nichts über die Lebensdauer der Thiere, und selbst monographische Behandlungen einzelner Klassen, wie z. B. der Amphibien, Reptilien, ja selbst der Vögel enthalten darüber recht wenig. Steigt man nun gar zu den niedern Thieren hinab, so hört fast Alles auf. Ueber das Alter der Echinodermen habe ich nicht eine einzige bestimmte Angabe finden können und bei den meisten Würmern, Crustaceen und Coelenteraten (4) steht es nicht besser. Bei manchen Mollusken ist allerdings die Lebensdauer sehr gut bekannt, da sich das Alter derselben an ihren Schalen erkennen lässt (5), allein zu unsern Zwecken müsste auch noch eine genaue Kenntniss der Lebensverhältnisse, der Fruchtbarkeit, der Beziehungen zur übrigen Thierwelt und vieles Andre bekannt sein, und daran fehlt noch Vieles.

Am meisten sichere Daten nach beiden Richtungen hin liegen wohl bei den Insekten vor, und auf diese möchte ich deshalb noch Ihre Aufmerksamkeit etwas specieller lenken.

Zunächst die Dauer des Larvenlebens! Sie ist sehr verschieden und hängt hauptsächlich von dem Nährwerth und der leichteren oder schwierigeren Herbeischaffung der Nahrung ab. Die Larven der Bienen entwickeln sich in 5—6 Tagen zur Puppe, und sie werden bekanntlich mit Substanzen von hohem Nährwerth gefüttert, mit Honig und Blütenstaub und brauchen keine Kraft dran zu setzen, um ihrer Nahrung habhaft zu werden, die dicht vor ihnen aufgeschichtet liegt. Nicht viel länger brauchen die Larven mancher Schlupfwespen, die parasitisch in andern Insekten und zwar von den Geweben und Säften ihrer Wirthe leben, und auch die Larven der Schmeissfliege beanspruchen

nur 8—10 Tage zu ihrer Verwandlung in die Puppe, obgleich sie doch ziemliche Ausgaben an Bewegung machen müssen, wenn sie unter der Haut oder in den Geweben des todtten Thieres sich fortbohren, von dessen Substanz sie leben. Bis auf 6 Wochen und mehr verlängert sich die Larvenzeit bei den blattfressenden Raupen der Schmetterlinge, entsprechend dem geringeren Nährwerth der Blätter und der grösseren Ausgabe für Muskelbewegung. Bei solchen Raupen schliesslich, welche vom Holz leben, dauert die Larvenzeit 2—3 Jahre! so beim Weidenspinner und der Holzwespe.

Aber auch die vom Raube lebenden Larven bedürfen einer längeren Zeit zum Aufbau ihres Körpers, da sie nicht nur seltner ihrer allerdings nahrhaften Beute habhaft werden, sondern auch grosse Anstrengungen machen müssen, um dieselbe zu erreichen. So dauert bei den Larven der Libellen die Larvenzeit 1 Jahr, bei manchen Eintagsfliegen 2 oder 3 Jahre.

Alles dies ergibt sich aus bekannten physiologischen Principien ganz von selbst, setzt aber voraus, dass die Lebensdauer sehr dehnbar ist, dass sie nach Bedürfniss verlängert werden kann, sonst hätten überhaupt räuberische oder holzfressende Larven nicht entstehen können im Verlaufe der phyletischen Entwicklung des Insektenstammes.

Nun würde man aber sehr irren, wollte man etwa glauben, es bestehe eine Reciprocität zwischen der Dauer des Larvenlebens und der des reifen Insektes, der sog. Imago, als wäre etwa den Insekten gleicher Grösse und Schnellebigkeit auch das gleiche Maass von Gesamt-Lebensdauer zugemessen, und was davon der Larvendauer zugelegt werde, falle von der Imago-Dauer hinweg und umgekehrt. Daran ist gar nicht zu denken, wie allein schon die Thatsache beweist, dass bei Bienen und Ameisen Männchen und Weibchen die gleiche Dauer des Larvenlebens, aber eine um Jahre differirende Dauer des Imago-Lebens aufweisen.

Das Imago-Leben ist im Allgemeinen ein sehr kurzes, nicht nur endet es mit der Fortpflanzung — wie vorhin schon kurz erwähnt wurde —, sondern die Periode der Fortpflanzung ist auch eine sehr kurze — ja man kann sagen, eine möglichst kurze (3).

Die Maikäfer-Larve frisst vier Jahre lang die Wurzeln der Pflanzen ab, ehe sie zum Käfer wird, und diese so mühsam errungene, so complicirt gebaute Gestalt des reifen Insektes hat ein sehr vergängliches Dasein; der Käfer stirbt etwa einen Monat nach dem Verlassen der Puppe. Und dies ist nicht einmal ein extremer Fall. Die meisten Tag-schmetterlinge leben kürzer, und unter den Spinnern gibt es manche, wie z. B. Arten der Sackträger (Psychiden), die nur wenige Tage, ja solche mit parthenogenetischer Fortpflanzung, welche weniger als 24 Stunden leben. So ziemlich das Aeusserste in Lebenskürze leisten aber einige Arten von Eintagsfliegen, die nicht länger als 4—5 Stunden im Imago-Zustand leben. Gegen Abend schlüpfen sie aus der Puppenhülle; sobald ihre Flügel erhärtet sind, erheben sie sich in die Luft; die Fortpflanzung geht vor sich; sie lassen sich aufs Wasser hernieder; sämmtliche Eier werden auf ein Mal ausgestossen, und das Leben ist zu Ende, das Thier stirbt!

Das kurze Imago-Leben der Insekten lässt sich nun aus den vorhin entwickelten Principien ganz wohl verstehen. Die Insekten gehören zu den auch im reifen Zustand am meisten verfolgten Thieren, zu denjenigen, auf welche eine Menge anderer Thiere als Nahrung angewiesen sind; sie gehören aber zugleich auch zu den fruchtbarsten Thieren, zu denjenigen, welche oft in kurzer Zeit eine erstaunliche Menge von Eiern zu produciren im Stande sind. Da konnte wohl keine bessere Einrichtung für die Erhaltung der Art getroffen werden, als möglichste Kürzung des Lebens durch möglichste Beschleunigung der Fortpflanzung.

Diese allgemeine Tendenz musste nun freilich je nach den Umständen in sehr verschiedenem Grade zur Ausführung gelangen. Das erreichbare Minimum von Fortpflanzungszeit,

also zugleich von Lebensdauer, hängt von einer Menge zusammenwirkender Verhältnisse ab, die ich unmöglich alle aufzählen könnte. Schon die Art der Eiablage hat darauf einen Einfluss. Lebten die Larven der Eintagsfliegen an irgend einem seltneren und zerstreut wachsenden Kraut, anstatt in dem Schlamm der Gewässer, so würden ihre Imagines nothwendig länger leben müssen; denn sie müssten dann, wie die Schwärmer, oder viele Tagschmetterlinge ihre Eier einzeln, oder in kleinen Gruppen über ein weites Gebiet zerstreut ablegen; dazu gehört aber Zeit und Kraft! Sie könnten dann auch keine verkümmerten Mundtheile haben, sondern müssten sich ernähren, um Kraft für die weiten Flüge zu bekommen. Möchten sie nun als Räuber leben, wie die Libellen, oder als Honigsauger, wie die Schmetterlinge, immer würde ihre eigne Ernährung wiederum Kraft und Zeit in Anspruch nehmen und eine abermalige Verlängerung ihres Lebens erfordern. So finden wir denn auch, dass Libellen und die pfeilschnell dahinschiessenden Schwärmer häufig sechs bis acht Wochen, ja vielleicht länger noch leben.

Es kommt dabei aber noch der andre Umstand in Betracht, dass keineswegs alle Insekten schon reife Eier enthalten, wenn sie aus der Puppe schlüpfen; bei vielen Käfern und Schmetterlingen reifen sie erst während des Imago-Lebens, meist auch nicht alle auf ein Mal, sondern in Partien. Dies hängt wiederum einerseits von der Grösse des Nahrungsvorraths ab, der während des Larvenlebens in dem Insekt aufgespeichert werden konnte, andererseits aber auch noch von ganz andern Verhältnissen, z. B. vom Flugvermögen. Insekten, welche einen raschen und ausdauernden Flug besitzen müssen, wie Schwärmer und Libellen, können nicht mit einer grossen Menge gleichzeitig gereifter Eier belastet werden; hier muss also eine langsame Reifung der Eier eintreten und damit zugleich eine Verlängerung der Lebensdauer. Bei Schmetterlingen kann man fast Schritt für Schritt verfolgen, wie sich das Flugvermögen mindert, sobald es die sonstigen Lebensbedingungen zulassen und nun die Eier

rascher reifen und die Lebensdauer sich verkürzt, ja schliesslich bis auf ein Minimum verkürzt. Nur zwei Stadien aus diesem Entwicklungsprocess mögen erwähnt werden.

Als die höchste Ausbildung des Schmetterlingstypus sind wohl ohne Zweifel die besten Flieger, wie die meisten Schwärmer und viele Tagschmetterlinge zu betrachten; sie besitzen nicht nur die Flugwerkzeuge in höchster Vollkommenheit, sondern auch die Organe der Ernährung, vor Allem den charakteristischen Schmetterlingsrüssel.

Es gibt nun Spinner, deren Männchen fast ebenso gut fliegen wie die Schwärmer, während die Weibchen ihre grossen Flügel nicht mehr zu längerem Flug benutzen können, weil ihr Körper durch eine Unmasse gleichzeitig gereifter Eier viel zu sehr belastet ist. Solche Arten, wie z. B. die sog. Dachdecker, *Agria Tau*, können ihre Eier nicht weit umher zerstreuen, sondern sie legen sie alle an ein und denselben Fleck. Dass sie dies ohne Schaden für ihre Brut thun können, hat darin seinen Grund, dass ihre Raupen auf Waldbäumen leben, auf deren jedem auch noch viel mehr Raupen Futter fänden als ein Weibchen hervorbringt. Sobald die Begattung erfolgt ist, werden die Eier abgelegt und kurze Zeit darauf stirbt das Thier vielleicht am Fusse desselben Baumes, unter dessen moosbewachsenen Wurzeln es den Winter über seinen Puppenschlaf gehalten hat; es lebt wohl selten mehr als 3—4 Tage. Die Männchen aber, welche im Walde umherschwärmend die viel seltneren Weibchen aufsuchen müssen, leben sicherlich¹⁾ viel länger, gewiss 8—14 Tage.

Die Weibchen der Sackträger oder Psychiden, ebenfalls Spinner, legen auch ihre Eier auf einer Stelle ab; da die Gräser und Flechten, von denen die Raupen leben, dicht am Boden wachsen, so erhebt sich auch das eierlegende

¹⁾ Diese Annahme beruht auf der Beobachtung ihrer Flugzeit; direkte Beobachtungen über die Lebensdauer dieser Art sind mir nicht bekannt.

Weibchen nicht über denselben, ja es bewegt sich überhaupt nicht von der Stelle, sondern bleibt träge in seiner Puppenhülle, legt in diese die Eier ab und stirbt, sobald dies geschehen ist. In Zusammenhang damit sind denn auch die Flügel bei den Weibchen völlig verkümmert und ebenso die Mundtheile, während die Männchen ganz wohl entwickelte Flügel besitzen.

Tritt nun auch die Abhängigkeit der Lebensdauer von den äussern Lebensbedingungen in diesen Fällen schon scharf genug hervor, so gibt es doch noch schlagendere Beweise dafür in den schon öfters kurz erwähnten staatenbildenden Insekten.

Bei Bienen, Wespen, Ameisen, Termiten ist die Dauer des Lebens verschieden nach dem Geschlecht: die Weibchen leben lang, die Männchen kurz, und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass der Grund davon lediglich in einer Anpassung an die äussern Lebensbedingungen zu suchen ist.

So wird die Bienenkönigin, bekanntlich das Weibchen des Stockes, 2—3 Jahre, öfters aber auch 5 Jahre alt, während die männlichen Bienen, die Drohnen, höchstens 4—5 Monate leben. Bei den Ameisen ist es Sir John Lubbock gelungen, ein Weibchen nahezu fünfzehn Jahre und Arbeiterinnen sieben Jahre lang am Leben zu erhalten, ein für die Insekten ganz unerhörter Fall, während die Männchen nie länger lebten, als einige Wochen (3).

Das Letztere lässt sich daraus verstehen, dass die Männchen weder Futter eintragen, noch am Bau des Stockes mithelfen. Ihr Nutzen für den Staat hört mit dem einmaligen Hochzeitsflug auf, und es lässt sich so vom Nützlichkeitsstandpunkt aus leicht verstehen, dass ihre Lebensdauer nicht verlängert wurde (7).

Ganz anders bei den Weibchen! An und für sich ist eine möglichst lange Fortpflanzungszeit und damit eine sehr grosse Fruchtbarkeit vortheilhaft für die Erhaltung einer Art; es musste nur bei den meisten Insekten davon Abstand ge-

nommen werden, weil die Fähigkeit, lang zu leben, nutzlos wird, wenn thatsächlich doch alle Individuen viel früher ihren Feinden zum Opfer fallen. Hier ist das anders. Wenn die Bienenkönigin vom Hochzeitsflug zurückgekehrt ist, bleibt sie im Innern des Stockes bis zu ihrem Tod, ohne ihn jemals zu verlassen. Dort aber ist sie vor Feinden und andern Gefahren beinahe völlig gesichert; Tausende von stacheltragenden Arbeiterinnen beschützen sie, nähren und wärmen sie, kurz es ist die grösste Wahrscheinlichkeit, dass sie ihr normales Lebensende erreichen wird. — Ganz ähnlich verhält es sich mit den weiblichen Ameisen; in beiden Fällen lag kein Grund vor, auf den Vorthail zu verzichten, den eine lange Fortpflanzungszeit der Art gewährt (6).

Dass nun auch hier thatsächlich eine Verlängerung des Lebens eingetreten ist, geht schon daraus hervor, dass die muthmaasslichen Vorfahren der Bienen und Ameisen, die Pflanzenwespen, in beiden Geschlechtern nur kurz leben. Dem gegenüber bilden die Eintagsfliegen einen ebenso unzweifelhaften Fall von Verkürzung des Lebens. Nur bei einigen wenigen Arten von ihnen ist das Leben so kurz, wie ich es vorhin geschildert habe, bei den meisten Arten dauert es länger, einen bis mehrere Tage. Dass nun die extremen Fälle mit nur wenigen Stunden Lebensdauer nur die äussersten Spitzen einer auf Verkürzung des Lebens gerichteten Entwicklungsreihe sind, beweist der Umstand, dass eine dieser Arten (*Palingenia*) heute nicht einmal mehr ihre letzte Puppenhaut abstreift, sondern als sog. Subimago die Fortpflanzung ausführt.

So ist es denn wohl nicht zu bezweifeln, dass die Lebensdauer eine variable Grösse ist, die nicht allein von den physiologischen Verhältnissen bedingt, sondern die wesentlich mit durch die äusseren Lebensbedingungen normirt wird. Mit körperlichen Umgestaltungen einer Art, mit Ausbildung neuer Gewohnheiten kann und wird sich in den meisten Fällen auch die Lebensdauer ändern.

Fragen wir nach dem mechanischen Vorgang,

durch welchen Verlängerung und Verkürzung zu Stande kommen, so werden wir zunächst auf den Selections-process verwiesen. Wie jede körperliche Eigenschaft individuellen Schwankungen unterworfen ist, so auch die Lebensdauer; wir wissen ja vom Menschen her auch, dass Langlebigkeit erblich ist; sobald nun die längerlebenden Individuen einer Art in Vorthail sind im Kampf ums Dasein, werden sie allmählig zur herrschenden Race werden und umgekehrt.

Soweit ist die Sache ganz einfach; allein das ist doch nur der äussere Mechanismus, und es fragt sich, welche inneren Vorgänge denselben begleiten und möglich machen.

Dies führt nun gradewegs auf eines der schwierigsten Probleme der ganzen Physiologie, auf die Frage nach dem Grunde des Todes. Denn erst, wenn wir wissen, aus welchem Grunde der normale Tod überhaupt eintreten muss, können wir weiter danach forschen, aus welchem Grunde er früher oder später eintritt, welche Veränderungen in den Eigenschaften der Theile nöthig sind, damit das Leben verkürzt oder verlängert werde.

Die Veränderungen des Organismus, welche zum normalen Tode führen, die sog. Involutionsveränderungen, sind am genauesten beim Menschen studirt. Wir wissen, dass mit fortschreitendem Alter sich bestimmte Veränderungen der Gewebe einstellen, welche ihre Funktionirung beeinträchtigen, dass diese sich mehr und mehr steigern und schliesslich entweder direkt zum sog. normalen Tod führen oder indirekt den Tod herbeiziehen, indem sie den Organismus unfähig machen, geringen äussern Schädlichkeiten Widerstand zu leisten. Diese Altersveränderungen sind von Burdach und Bichat an bis zu Kussmaul so vortrefflich geschildert worden und sind so bekannt, dass ich hier nicht näher auf sie einzugehen brauche.

Fragt man sich nun, worauf diese Veränderung der Gewebe beruhen könne, so sehe ich keine andre Antwort als die, dass die Zellen, welche die lebendige Grundlage der Gewebe bilden, sich durch den Gebrauch, also durch die Funk-

tionirung, abnutzen. Dies ist nun aber in doppelter Weise denkbar, je nachdem man annimmt, dass die Zellen der Gewebe während des Lebens dieselben bleiben, oder aber, dass sie wechseln und dass zahlreiche Generationen von ihnen sich während des Lebens ablösen.

Nach dem heutigen Stand unsers Wissens scheint es mir kaum noch fraglich, dass die erste Annahme nicht mehr haltbar ist. Millionen von Blutzellen gehen im Blute fortwährend zu Grunde und werden durch neue ersetzt; auf allen innern und äussern Flächen des Körpers werden unausgesetzt zahllose Epithelzellen abgestreift und neue wieder gebildet, die Thätigkeit vieler und wahrscheinlich aller Drüsen geht mit Zellwechsel einher, zum Theil besteht sogar ihr Sekret aus abgestossenen und aufgelösten Zellen; für Knochen und Bindegewebe, sowie für den Muskel ist ebenfalls konstatirt, dass die zelligen Elemente desselben wechseln können, und so bliebe nur das Nervengewebe als zweifelhaft übrig. Doch auch hier liegen schon die That-sachen vor, die auf einen normalen, wenn auch vielleicht langsamen Wechsel der histologischen Elemente deuten. Ich glaube, man kann den Satz heute schon vertreten — und er hat ja auch schon Vertreter gefunden — dass die Lebensprocesse der höhern, d. h. vielzelligen Thiere mit einem Wechsel der morphologischen Elemente der meisten Gewebe verbunden sind.

Dieser Satz aber legt es nahe, die Ursache des Todes nicht in der Abnutzung der einzelnen Zellen, sondern in einer Begrenzung der Vermehrungsfähigkeit der Zellen zu suchen, sich vorzustellen, dass der Tod deshalb eintritt, weil die verbrauchten Gewebe sich nicht ins Unendliche fort von Neuem wiederherstellen können, weil die Fähigkeit der Körperzellen, sich durch Theilung zu vermehren, keine unendliche ist, sondern eine begrenzte (8).

Damit soll natürlich keineswegs gesagt sein, dass die unmittelbare Todesursache je in diesem mangelnden

Zellersatz läge, es wird vielmehr der Tod immer viel früher eintreten, als die Zellen in ihrer Fortpflanzungsfähigkeit ganz erschöpft sind, wie denn leise, funktionelle Störungen schon dann eintreten müssen, wenn der Ersatz der verbrauchten Zellen langsamer und ungenügend zu werden beginnt.

Es ist überhaupt nicht zu vergessen, dass dem Tode durchaus nicht immer eine Involutions-, eine Alters-Periode vorhergeht. Bei vielen niedern Thieren lässt sich dies schon aus der Schnelligkeit schliessen, mit welcher der Tod unmittelbar nach der höchsten Leistung des Organismus, der Fortpflanzung, eintritt. Viele Schmetterlinge, die Eintagsfliegen und andre Insekten sterben unmittelbar nach der Eiablage; sie sterben an Erschöpfung. Wie beim Menschen in seltenen Fällen der Tod durch heftigen Affekt eintritt — Sulla soll an heftigem Zorn, Leo X. an heftiger Freude gestorben sein —, wie hier die psychische Erschütterung eine übermässige, nicht wieder auszugleichende Erregung des Nervensystems hervorruft, so muss wohl bei jenen Thieren die heftige Anstrengung eine solche übermässige Erregung setzen. Jedenfalls steht fest, dass, wenn aus irgend einem Grunde diese Anstrengung nicht eintritt, das Thier auch noch eine kurze Zeit lang weiter lebt, und man kann deshalb nur uneigentlich hier von normalem Tode reden, wenn man darunter das ohne Katastrophe eintretende Ende versteht; die Katastrophe ist freilich in diesen Fällen zur Regel geworden (9).

Stellen wir uns nun einmal auf den Boden der eben vorgetragenen Hypothese, so würde sich zunächst ergeben, dass die Zahl der Zellgenerationen, welche aus der Eizelle hervorgehen können, für jede Art eine normirte — wenn auch vielleicht innerhalb sehr weiter Grenzen normirte — ist und dass in ihr das Maximum von Lebensdauer gegeben ist, welches die Individuen der betreffenden Art erreichen können. Die Verkürzung der Lebensdauer einer Art müsste dann davon abhängen, dass die Zahl der Zellgenerationen, welche

sich folgen können, herabgesetzt würde, und umgekehrt müsste die Verlängerung auf einer Vermehrung der möglichen Zellgenerationen beruhen.

Bei den Pflanzen muss es wirklich so sein; denn wenn eine einjährige Pflanze zur perennirenden wird — und dies kann geschehen —, so wird dies wohl nur unter Bildung neuer Triebe, d. h. zahlreicher neuer Zellgenerationen, vor sich gehen können. Beim Thier ist der Vorgang unscheinbarer, weil dabei keine sichtbar neuen Theile entstehen, sondern nur an die Stelle abgenutzter Bausteine neue eingeschoben werden. Bei der Pflanze werden die alten Bausteine beibehalten und nur mit neuen überbaut; die alten Zellen verholzen, und neue übernehmen die Funktionen des Lebens.

Die Frage nach der Nothwendigkeit des Todes im Allgemeinen lässt sich allerdings auch von diesem Standpunkt aus zunächst noch nicht tiefer und sicherer erfassen, als vom rein physiologischen, und zwar einfach deshalb, weil wir überhaupt nicht wissen, worauf es beruht, dass eine Zelle sich 10, 1000 oder 100,000 Mal hintereinander theilen muss und dann mit der Fortpflanzung aufhört. Man kann nur sagen, wir sehen keinen Grund, warum diese Fähigkeit der Vermehrung nicht auch unendlich sein und dadurch dem Organismus eine ewige Dauer ermöglichen könne, so wie man vom rein physiologischen Standpunkt aus sagen wird, wir sehen keinen Grund, warum der Organismus nicht auch ewig fort funktionieren könnte.

Nur vom Nützlichkeitsstandpunkt können wir allerdings die Nothwendigkeit des Todes verstehen, denn dieselben Argumente, welche vorhin für die Nothwendigkeit einer möglichsten Lebenskürzung sprachen, lassen sich mit einer geringen Veränderung auch für die allgemeine Nothwendigkeit des Todes anführen.

Nehmen wir an, irgend eine der höheren Thierarten besitze die Fähigkeit, ewig fortzuleben, so würde dies doch von keinerlei Nutzen für die Art sein. Denn gesetzt auch, ein solches unsterbliches Individuum entginge auf unbegrenzte Zeit

allen sein Leben geradezu zerstörenden Zufälligkeiten — eine kaum zulässige Annahme —, so würde es doch unausbleiblich heute an diesem, in 10 Jahren vielleicht an jenem Theil seines Körpers eine kleine Schädigung erleiden, die nicht wieder in integrum zu restituiren wäre, und es würde somit, je länger es lebte, um so unvollkommener, krüppelhafter werden und um so weniger die Zwecke der Art erfüllen können. Die Individuen nutzen sich äusserlich ab durch die Berührung mit der Aussenwelt, und schon allein deshalb ist es unerlässlich, dass sie fortwährend wieder durch neue, vollkommnere Individuen ersetzt werden, auch wenn sie innerlich die Fähigkeit besässen, ewig fortzuleben.

Es erhellt daraus einerseits die Nothwendigkeit der Fortpflanzung, andererseits aber auch die Zweckmässigkeit des Todes; denn abgenutzte Individuen sind werthlos für die Art, ja sogar schädlich, indem sie Besseren den Platz wegnehmen. Nach dem Selectionsprincip muss sich deshalb das Leben der Individuen — angenommen ihre ursprüngliche Unsterblichkeit — um soviel verkürzt haben, als davon für die Art nutzlos war; es muss sich auf diejenige Länge reducirt haben, welche die günstigste Aussicht für die möglichst grosse, gleichzeitige Existenz lebenskräftiger Individuen bot.

Damit nun, dass der Tod als eine zweckmässige Einrichtung nachgewiesen wird, ist aber noch lange nicht bewiesen, dass er auch nur auf Zweckmässigkeitsgründen beruht; er könnte ja auch auf rein inneren, in der Natur des Lebens selbst liegenden Ursachen beruhen, so etwa wie das Schwimmen des Eises auf dem Wasser uns als eine zweckmässige Einrichtung erscheint, obwohl sie lediglich auf der molekularen Constitution des Eises beruht und nicht darauf, dass sie zweckmässig ist. Das ist ja offenbar auch die Vorstellung von der Nothwendigkeit des Todes, die man bisher allgemein gehegt hat.

Ich glaube nun allerdings nicht an die Richtigkeit dieser Vorstellung; ich halte den Tod in letzter Instanz für eine

Anpassungserscheinung. Ich glaube nicht, dass das Leben deshalb auf ein bestimmtes Maass der Dauer gesetzt ist, weil es seiner Natur nach nicht unbegrenzt sein könnte, sondern weil eine unbegrenzte Dauer des Individuums ein ganz unzweckmässiger Luxus wäre. Auf der vorhin dargelegten Cellular-Hypothese des Todes fussend, würde ich sagen: Nicht deshalb, weil die Zelle an und für sich, d. h. ihrer innern Natur nach eine unbegrenzte Fähigkeit, sich fortzupflanzen, nicht besitzen kann, hört der Organismus schliesslich auf, den Abgang an Zellmaterial zu ersetzen, sondern deshalb, weil ihm diese Fähigkeit verloren ging, als sie nicht mehr nöthig war.

Ich glaube, dass sich diese Ansicht, wenn auch nicht gradezu beweisen, doch sehr wahrscheinlich machen lässt.

Man werfe mir nicht ein, dass man vom Menschen, oder von irgend einem höhern Thier ganz ebensogut sagen könne, sein Tod resultire mit Nothwendigkeit aus seiner physischen Natur, als man vom Eis sagen kann, seine specifische Leichtigkeit resultire aus seiner physischen Natur. Dies gebe ich natürlich vollkommen zu. Zwar hoffte noch John Hunter, gestützt auf die Erfahrungen der Anabiose, es werde gelingen durch abwechselndes Erfrieren und Wiederauftauen das Leben des Menschen ins Unendliche zu verlängern, und der Veroneser Oberst Aless. Guaguino band seinen Zeitgenossen das Märchen auf, in Russland gebe es ein Volk, welches regelmässig alle Jahr am 27. November stürbe, um am 24. April wieder aufzuwachen — aber im Ernst kann nicht im Geringsten bezweifelt werden, dass die höhern Organismen, so wie sie nun einmal sind, den Keim des Todes in sich tragen; es fragt sich nur, warum und aus welchen Motiven sie so geworden sind, und da glaube ich, muss der Tod nur als eine Zweckmässigkeits-Einrichtung, als eine Concession an die äussern Lebensbedingungen, nicht als eine absolute, im Wesen des Lebens begründete Nothwendigkeit aufgefasst werden.

Der Tod, d. h. die Begrenztheit der Lebens-

dauer, ist nämlich gar nicht — wie immer angenommen wird — ein allen Organismen zukommendes Attribut. Es gibt eine grosse Zahl von niedern Organismen, die nicht sterben müssen. Wohl sind auch sie zerstörbar; Siedhitze, Kalilauge, Gifte tödten sie; aber so lange die für ihr Leben nöthigen Bedingungen vorhanden sind, so lange leben sie; sie tragen also die Bedingungen ewiger Dauer in sich. Ich spreche hier nicht nur von den Amöben und niedern, einzelligen Algen, sondern auch von viel höher organisirten einzelligen Thieren, wie den Infusorien.

Es ist neuerdings öfters von dem Theilungsprocess der Amöben die Rede gewesen, und ich weiss wohl, dass er meistens so aufgefasst worden ist, als sei das Leben des Individuums beschlossen mit seiner Theilung, als entstünden aus ihm nun 2 neue Individuen, als falle hier Tod und Fortpflanzung zusammen. In Wahrheit kann man aber doch hier nicht von Tod reden! wo ist denn die Leiche? was stirbt denn ab? Nichts stirbt ab, sondern der Körper des Thiers zertheilt sich in zwei nahezu gleiche Stücke, von nahezu gleicher Beschaffenheit, von denen also jedes dem Mutterthier vollkommen ähnlich ist, von denen jedes, wie dieses, weiter lebt und sich später, wie dieses, wieder in zwei Hälften theilt. Hier kann doch höchstens in figürlichem Sinn von Tod die Rede sein.

Wir haben auch keinen Grund zu der Annahme, dass die beiden Theilstücke innerlich verschieden beanlagt seien, so etwa, dass das eine nach einiger Zeit absterben müsste, und nur das andre weiter lebte. Es ist kürzlich eine Thatsache beobachtet worden, die jeden solchen Gedanken ausschliesst. Bei *Euglypha*, einem beschalteten Wurzelfüsser, und bei mehreren andern der gleichen Gruppe sieht man, während die Theilung schon fast beendet ist, die beiden Hälften aber noch durch eine Brücke zusammenhängen, dass die Zellsubstanz der beiden Thiere in Rotation geräth und nun wie ein Strom eine Zeit lang durch beide Theilhälften hindurchgeht. Es findet also eine vollständige Mischung

der Substanz beider Thiere statt, ehe sie sich definitiv von einander trennen (10).

Man kann auch nicht einwenden, wenn das Mutterthier auch nicht eigentlich sterbe, so verschwinde es doch als Individuum. Ich kann auch dies nicht zugeben, wenigstens in keinem anderen Sinn, als in welchem auch der Mann von heute nicht mehr dasselbe Individuum ist, wie der Knabe von vor 20 Jahren. Auch beim Heranwachsen des Menschen bleibt weder die Form, noch die Mischung genau dieselbe; die Materie wechselt ohnehin fortwährend. Stellen wir uns eine Amöbe mit Selbstbewusstsein begabt vor, so würde sie bei ihrer Theilung denken: „ich schnüre eine Tochter von mir ab,“ und ich zweifle nicht, dass jede Hälfte die andre für die Tochter und sich selbst für das ursprüngliche Individuum ansehen würde. Dieses Criterium der Persönlichkeit fällt nun freilich bei den Amöben fort; aber es bleibt, was, wie mir scheint, das Entscheidende hier ist, nämlich die Continuität des Lebens in gleicher Form.

Wenn nun wirklich zahlreiche Organismen existiren, welche die Möglichkeit ewiger Dauer in sich tragen, so fragt es sich zunächst, ob denn diese Thatsache vom Standpunkte der Zweckmässigkeit zu verstehen ist. Wenn der Tod für die höheren Organismen eine nothwendige Anpassung darstellt, warum nicht auch für die niedern? werden sie nicht durch Feinde decimirt? erleiden sie keine Defecte? nützen sie sich nicht ab in der Berührung mit der Aussenwelt? Allerdings werden auch sie von andern Thieren verzehrt; dagegen kommt eine Abnutzung des Körpers nicht in dem Sinn vor, wie bei den höhern Organismen: Sie sind zu einfach dazu! Erleidet ein Infusorium einen kleineren Substanzverlust, so stellt es sich vollständig wieder her¹⁾, ist aber die Zerstörung allzu gross,

¹⁾ Versuche über Regeneration der Infusorien waren zur Zeit, als Obiges geschrieben wurde, noch nicht angestellt, sie haben aber nicht lange auf sich warten lassen. 1884 wurden gleichzeitig darauf gerichtete Untersuchungen von M. Nussbaum und A. Gruber veröffentlicht. Vergleiche: Aufsatz IV.

so stirbt das Thier eben ab. Die Alternative wird deshalb hier immer die sein: Vollkommene Integrität oder vollkommener Untergang. Uebrigens können wir von der Beantwortung dieser Fragen ganz absehen; denn es leuchtet ein, dass sich ein normaler, d. h. aus innern Ursachen eintretender Tod bei diesen niedern Organismen überhaupt gar nicht einrichten liess. Bei allen Arten wenigstens, deren Theilung mit einer Vermischungs-Rotation des gesammten Zellkörpers verbunden ist, müssen die beiden Theilhälften ihrer Qualität nach gleich sein. Da nun eine von ihnen erfahrungsgemäss die Fähigkeit zu unbegrenztem Leben in sich trägt und tragen muss — soll die Art überhaupt erhalten bleiben —, so muss sie auch die andre Hälfte besitzen.

Aber gehen wir weiter! — Da die vielzelligen Thiere und Pflanzen aus den einzelligen hervorgegangen sein müssen, so fragt es sich nun, wie denn diesen die Anlage zu ewiger Dauer abhanden gekommen ist?

Dies hängt nun wohl mit der Arbeitstheilung zusammen, die zwischen den Zellen der vielzelligen Organismen eintrat und dieselben von Stufe zu Stufe zu immer complicirterer Gestaltung hinleitete.

Mögen auch vielleicht die ersten vielzelligen Organismen Klümpchen gleichartiger Zellen gewesen sein, so muss sich doch bald eine Ungleichartigkeit unter ihnen ausgebildet haben. Schon allein durch ihre Lage werden einige Zellen geeigneter gewesen sein, die Ernährung der Kolonie zu besorgen, andre die Fortpflanzung zu übernehmen. Es musste sich so ein Gegensatz zweier Zellgruppen bilden, die man als somatische und propagatorische, als Körperzellen und Fortpflanzungszellen, bezeichnen könnte. Der Gegensatz war nicht von Anfang an ein absoluter, er ist es sogar bis heute noch nicht. Bei niedern Metazoen, wie bei den Polypen, ist den somatischen Zellen das Vermögen der Fortpflanzung in so hohem Grade zu eigen geblieben, dass eine kleine Anzal von ihnen im Stande ist, sich zum ganzen

Organismus zu completiren, ja dass auch ohne Verletzung durch sog. Knospung neue Individuen gebildet werden können. Es ist ja auch bekannt, dass bei vielen weit höheren Thieren noch ein hohes Regenerationsvermögen erhalten geblieben ist, dass der Salamander den abgeschnittenen Schwanz oder Fuss neu bildet, die Schnecke die abgeschnittenen Fühler und Augen u. s. w.

Die beiden Zellgruppen des Metazoen-Körpers trennten sich aber immer schärfer von einander, je mehr die Komplikation des Baues sich steigerte. Sehr bald überwogen die somatischen Zellen sehr bedeutend an Masse über die propagatorischen und gliederten sich immer mehr und mehr nach dem Prinzip der Arbeitstheilung in immer schärfer gesonderte, specifische Gewebsgruppen. Je mehr dies geschah, um so mehr ging ihnen die Fähigkeit verloren, grössere Stücke des Organismus zu reproduciren, um so mehr also concentrirte sich das Vermögen der Fortpflanzung des Gesamt-Individiums in den propagatorischen Zellen.

Daraus folgt aber durchaus nicht, dass den somatischen Zellen die Fähigkeit unbegrenzter Zellfortpflanzung hätte verloren gehen müssen, sie hätte sich nur, nach den Gesetzen der Erblichkeit, auf die Hervorbringung ihres Gleichen, d. h. derselben, specifisch differenzirten Gewebszellen, beschränkt halten müssen.

Wenn uns nun aber die Thatsache des normalen Todes zu lehren scheint, dass sie ihnen dennoch verloren gegangen ist, so kann der Grund dazu nur ausserhalb des Organismus gesucht werden, d. h. in den äussern Lebensbedingungen, und wir haben ja gesehen, dass sich der Tod als Anpassungerscheinung sehr wohl begreifen lässt. Den Propagationszellen konnte die Fähigkeit unbegrenzter Vermehrung nicht verloren gehen, andernfalls würde ein Erlöschen der betreffenden Art eingetreten sein; dass sie aber den somatischen Zellen mehr und mehr entzogen wurde, dass sie schliesslich auf eine bestimmte, wenn auch sehr grosse Zahl von Zellgenerationen beschränkt wurde, erklärt sich aus

der Unmöglichkeit, das Individuum vor Unfällen absolut zu schützen, und der daraus resultirenden Hinfälligkeit desselben. Bei einzelligen Thieren war es nicht möglich, den normalen Tod einzurichten, weil Individuum und Fortpflanzungszelle noch ein und dasselbe waren; bei den vielzelligen Organismen trennten sich somatische und Propagationszellen, der Tod wurde möglich und wir sehen, dass er auch eingerichtet wurde.

Ich habe versucht, den Tod auf eine beschränkte Vermehrungsfähigkeit der somatischen Zellen zurückzuführen und davon gesprochen, dass dieselbe auf eine bestimmte Anzahl von Generationen normirt zu denken sei für jedes Organ und für jedes Gewebe des Körpers. Sie werden nicht von mir zu hören verlangen, auf welchen feinsten molekularen und chemischen Eigenschaften der Zelle die Dauer ihrer Fortpflanzungsfähigkeit beruhe; das hiesse nichts Anderes, als die Lösung der Erblichkeitsfrage von mir verlangen, an der wohl noch manche Generation von Naturforschern zu arbeiten haben wird. Kann man doch heute noch kaum wagen, auch nur den Versuch einer wirklichen Erklärung der Vererbung anzutreten. Aber Sie können von mir allerdings den Nachweis verlangen, dass überhaupt der Modus und die Quantität der Fortpflanzung in der specifischen Natur der Zelle selbst begündet ist und keineswegs etwa bloß von ihrer Ernährung abhängt.

Virchow hat in seiner Cellularpathologie schon betont, dass die Zelle nicht nur ernährt wird, sondern dass sie sich aktiv ernährt. Nun! wenn es also von innern Zuständen der Zelle abhängt, ob sie dargebotene Nahrung aufnimmt, so muss es auch denkbar sein, dass innere Zustände vorkommen, durch welche sie verhindert wird, noch ferner Nahrung aufzunehmen und damit auch sich noch ferner durch Theilung zu vermehren.

Die moderne Embryologie gibt uns in der Eifurchung und in den auf sie folgenden Entwicklungserscheinungen zahl-

reiche Beispiele davon an die Hand, dass in den Zellen selbst der Grund ihrer Fortpflanzungsweise liegt. Warum theilt sich bei der Furchung gewisser Eier die eine Furchungshälfte noch einmal so rasch, als die andere, warum vermehren sich die Zellen des Ektoderms oft so viel schneller, als die des Entoderms, warum ist nicht nur das Tempo, sondern auch die Zahl der Zellen — soweit wir sie überhaupt verfolgen können — eine fest bestimmte? warum findet an jeder Parthie des Keims die Zellvermehrung in eigenthümlicher Stärke und Schnelligkeit statt, so dass grade solche Vorsprünge, Falten, Einstülpungen u. s. w. gebildet werden, wie sie zur Anlage der Organe, zur Differenzirung der Gewebe, schliesslich zum Aufbau des Embryo führen? Hier kann kein Zweifel sein, dass der Grund aller dieser Erscheinungen im Innern der Zellen selbst liegt, dass in der Eizelle selbst und in allen ihren Abkömmlingen die Tendenz zu ganz bestimmter, ich möchte sagen specifischer Art und Stärke der Vermehrung liegt. Und was hätten wir für einen Grund, diese anererbte Tendenz nur bis zur Herstellung des Embryo wirksam zu glauben? warum sollte sie in den Zellen des jungen Thiers und später des reifen nicht ebenso vorhanden sein? Geben uns doch die Erscheinungen der Vererbung, die bis in das späte Alter hinaufreichen, Zeugniß genug dafür, dass eine solche Tendenz zu specifischer Zellvermehrung auch dann noch immer maassgebend ist für die Gestaltung des Organismus.

- Nur eine Consequenz aber von dieser Anschauung ist es, wenn man auch das Ende der in den Geweben residirenden Fortpflanzungstendenzen wesentlich auf innere Gründe bezieht, wenn man in dem normalen Tod des Organismus das von vornherein normirte, weil anererbte Ende des Zelltheilungsprocesses sieht, dessen Anfang die Furchung gewesen ist.

Gestatten Sie mir hier noch einen Vergleich zu ziehen! Der Organismus ist nicht nur der Zeit nach begrenzt, sondern auch dem Raum nach; er lebt nicht nur bloß

eine bestimmte Zeit lang, sondern er erreicht auch nur eine bestimmte Grösse. Viele Thiere sind lange vor ihrem natürlichen Ende ausgewachsen, und wenn man auch von manchen Fischen, Reptilien und niedern Thieren sagt, sie wüchsen, solange sie lebten, so ist darunter doch so wenig zu verstehen, dass sie ewig wachsen, als dass sie ewig leben könnten. Es ist überall eine Maximal-Grösse gesetzt, welche erfahrungsgemäss nicht überschritten wird; die Mücke erreicht niemals die Grösse des Elefanten, und der Elefant niemals die Grösse des Walfischs.

Worauf beruht dies? stellt sich etwa ein äusseres Hemmniss dem weitem Wachsthum entgegen? Gewiss nicht! Oder ein inneres?

Sie werden mir vielleicht darauf mit den gesetzmässigen Beziehungen zwischen Flächen- und Massenwachsthum antworten, und es ist ja nicht zu leugnen, dass diese Verhältnisse in der That maassgebend sind für die Normirung der Körpergrösse. Ein Käfer kann nicht in der Grösse des Elefanten ausgeführt werden, weil er so nicht lebensfähig sein würde; allein ist dies der Grund, warum ein bestimmtes Individuum von Käfer die übliche Grösse seiner Art nicht überschreitet? Probirt gewissermaassen jedes Individuum erst, wie weit es wachsen darf, damit seine Verdauungsflächen noch hinreichend resorbiren können zur Ernährung seiner Masse? oder hört es auf zu wachsen, weil seine Zellen in Folge der erreichten Grösse nicht mehr stark genug ernährt werden können? Die gelegentlich unter den Menschen vorkommenden Riesen beweisen, dass der Bauplan des Menschen auch in grösserem Maassstab, als dem gewöhnlichen, ausführbar ist. Hinge überhaupt die Körpergrösse in erheblichem Betrag von der Ernährung ab, so müsste man ja Riesen und Zwerge künstlich machen können. Wir wissen aber im Gegentheil, dass die Körpergrösse sich sehr deutlich in den Familien forterbt, somit hauptsächlich auf Vererbung beruht beim einzelnen Individuum, nicht auf Ernährung.

Alles deutet darauf hin, dass die Grösse des Individuums

im Wesentlichen schon von vornherein bestimmt ist, dass sie schon in der Eizelle *potentia* enthalten ist, aus der das Individuum sich entwickelt.

Da wir nun ferner wissen, dass das Wachsthum des Thiers nur in geringem Grad auf dem Wachsthum der einzelnen Zelle, zumeist aber auf der Vermehrung der Zellen beruht, worauf anders könnte die Begrenzung des Wachstums bezogen werden, als auf eine Normirung der Zellvermehrung nach Zahl und Tempo? Wie wollte man es anders erklären, dass das Thier aufhört zu wachsen, lange ehe es das physiologisch mögliche Maximum seiner Art erreicht hat und ohne dass zugleich seine Lebensenergie im Ganzen abnimmt?

In vielen Fällen wenigstens folgt die höchste physische Leistung, die Fortpflanzung, dem Grössenwachsthum erst nach, ein Umstand, der schon Johannes Müller bewogen hat, die Hypothese zur Erklärung des normalen Todes zurückzuweisen, welche besagt, „dass die unorganischen Einwirkungen das Leben allmählig aufreiben“. Wäre dies der Fall, so meint er, „dann müsste die organische Kraft vom Anfang eines Wesens an schon abzunehmen anfangen“ — was sich doch nicht so verhält¹⁾.

Wenn nun aber weiter gefragt wird, wie kommt die Eizelle dazu, grade auf die Hervorbringung einer bestimmten — wenn auch in weiten Grenzen schwankenden — Zahl von Zellgenerationen normirt zu sein, so kann jetzt auf das Verhältniss der Fläche zur Masse, kurz auf die physiologischen Zweckmässigkeits-Verhältnisse verwiesen werden. Daraus, dass eine bestimmte Grösse für die Ausführung eines bestimmten Bauplans am günstigsten war, ergab sich ein Selectionsprocess, der für jede Art zur Feststellung einer in weiteren oder engeren Grenzen schwankenden Durchschnittsgrösse führte. Diese vererbt sich nun von Geschlecht auf Geschlecht, und

¹⁾ Johannes Müller, Physiologie, Bd. I, p. 31. Berlin 1840.

die einmal festgestellte Norm liegt schon im Keim eines jeden Individuums.

Wenn sich dies nun so verhält — und ich glaube fast, dass nichts Wesentliches dagegen eingewandt werden kann —, so haben wir in der räumlichen Beschränkung des Individuums genau den analogen Vorgang vor uns, wie ich ihn in der zeitlichen Begrenzung zu Grunde legte, ja die letztere, die Lebensdauer, beruht sogar auf derselben Zellenwucherung, deren stürmischer Anfang zur Erreichung der Körpergrösse führte, die sich aber dann in mässigerem Tempo noch weiter fortsetzt. Auch im ausgewachsenen Thier geht die Zellfortpflanzung noch fort, aber sie übersteigt nicht mehr den Abgang an Zellen, sondern bildet zuerst eine Zeit lang noch den vollen Ersatz für dieselbe, um dann noch weiter herabzusinken. Der Abgang wird nun nicht mehr genügend ersetzt, die Gewebe funktionieren mangelhaft, der Tod bereitet sich vor und tritt endlich von einem der drei grossen sogenannten Atria mortis her ein.

Ich gebe natürlich vollständig zu, dass die thatsächliche Basis für diese Hypothese noch fehlt; es ist eine reine Annahme, dass die Altersveränderungen der Gewebe auf einem mangelnden Zellersatz beruhen, aber man wird zugeben, dass diese Annahme an Wahrscheinlichkeit gewinnt durch die Möglichkeit, die räumliche und zeitliche Begrenzung des Organismus aus einem Princip abzuleiten. Jedenfalls wird man nicht sagen können, die der Eizelle zugeschriebene Fähigkeit einer nach Zahl und Rhythmus normirten Zellfortpflanzung sei eine willkürliche Annahme. Die gleiche Durchschnittsgrösse einer Art beweist ihre Richtigkeit.

Ich habe bisher fast nur von Thieren gesprochen, kaum noch von Pflanzen. Ich würde es auch wohl dabei haben bewenden lassen müssen, wenn nicht zufällig grade jetzt eine Abhandlung von Hildebrand erschienen wäre, welche — wohl zum ersten Male — die Lebensdauer der Pflanzen einer genauen Untersuchung unterzieht.

Das Hauptresultat, zu welchem der Verfasser gelangt ist,

stimmt sehr gut zu den Ansichten, welche ich mir erlaubte, Ihnen heute darzulegen. Hildebrand zeigt nämlich, dass auch bei den Pflanzen die Lebensdauer keine unveränderliche Grösse ist, dass sie auch hier durch die Lebensbedingungen erheblich verändert werden kann. Er zeigt, dass im Laufe der Zeiten und unter veränderten Lebensbedingungen eine einjährige Pflanze zur perennirenden oder vieljährigen werden kann, und umgekehrt eine mehrjährige zur einjährigen. Die äussern Momente, welche die Dauer beeinflussen, sind aber hier wesentlich andere, wie sich nicht anders erwarten lässt, wenn man die ganz verschiedenen Existenzbedingungen von Pflanzen und Thieren erwägt. Während bei der Lebensdauer des Thiers die Zerstörung des reifen Individuums eine wesentliche Rolle spielt, sind die Pflanzen, wenn sie überhaupt einmal emporgewachsen sind, in ihrer Existenz ziemlich gesichert, ihre Hauptzerstörungsperiode fällt in ihre erste Jugend und hat somit wohl auf den Grad ihrer Fruchtbarkeit, nicht aber auf die Lebensdauer direkten Einfluss. Hier wirken mehr die klimatischen Verhältnisse, hauptsächlich der periodische Wechsel von Sommer und Winter, oder von Dürre und fruchtbarer Regenzeit entscheidend.

Leider gestattet die Zeit nicht, die interessanten Resultate Hildebrand's specieller darzulegen und diesen Vergleich näher durchzuführen.

Gemeinsam ist jedenfalls Pflanzen wie Thieren die Abhängigkeit der Lebensdauer von den äussern Existenzbedingungen, gemeinsam ist ihnen, dass nur die höheren, die vielzelligen Formen mit ausgebildeter Arbeitstheilung den Keim des Todes in sich tragen, während die niedern, einzelligen Organismen noch potentia unsterblich und ewig sind; gemeinsam ist aber auch allen höheren Organismen der unsterbliche Kern der Propagationszellen, der freilich nur einen schwachen Trost dafür gewährt, dass das, was sich als Individuum fühlt, untergeht. Mit Recht spricht daher Johannes Müller in dem am Anfang meines Vortrags citirten Ausspruch nur von einem „Schein von Unsterblich-

keit“, mit welchem ein Individuum sich in das folgende fortsetzt. Was übrig bleibt, was Dauer hat, ist hier nicht das Individuum selbst, nicht der Zellkomplex, der sich als Ich fühlt und vorstellt, sondern eine seinem Bewusstsein fremde Individualität niederer Ordnung, eine einzelne, von ihm losgelöste Zelle.

Ich könnte hier schliessen, wenn ich mich nicht gern noch mit wenigen Worten vor einem Missverständniss schützen möchte.

Ich habe wiederholt von einer ewigen Dauer gesprochen, einerseits der einzelligen Organismen, andererseits der Propagationszellen. Ich habe damit zunächst nur eine unserem menschlichen Auge unendlich erscheinende Dauer bezeichnen wollen. Es sollte damit der Frage nach dem tellurischen oder kosmischen Ursprung des irdischen Lebens nicht vorgegriffen werden. Von der Entscheidung dieser Frage aber würde es offenbar abhängen, ob wir die Fortpflanzungsfähigkeit jener Zellen als wirklich ewig, oder nur als ungeheuer lang anzusehen haben, denn nur, was anfangslos ist, kann und muss auch endlos sein.

Die Annahme eines kosmischen Ursprungs hat nur dann Sinn, wenn man damit die Urzeugung überhaupt beseitigen zu können glaubt; eine blosser Verschiebung derselben auf irgend einen fernen Weltkörper würde unsre Einsicht nicht fördern. Man muss sich dann schon zu dem Satz: *omno vivum e vivo* entschliessen, zu der Vorstellung, dass Leben nur vom Leben kommt und von jeher gekommen ist, dass die organischen Körper ewig sind, wie die Materie überhaupt.

Die Erfahrung ist bis jetzt ausser Stande, hier zu entscheiden; weder wissen wir, ob Urzeugung den Anfang des Lebens auf der Erde bildete, noch haben wir irgend einen direkten Anhalt dafür, ob der Entwicklungsprocess der Lebewelt auf der Erde sein Ende in sich selbst trägt, oder ob ihm nur durch äussere Gewalt dereinst ein Halt geboten werden wird.

Ich bekenne, dass für mich die Urzeugung trotz aller

Misserfolge, sie zu erweisen, immer noch ein logisches Postulat ist. Das Organische, als eine ewige Substanz, dem Unorganischen als einer gleichfalls ewigen Substanz an die Seite gestellt, ist mir eine undenkbare Vorstellung, und zwar deshalb, weil das Organische fortwährend ohne Rest in das Unorganische aufgeht. Wenn nur das Ewige, Unzerstörbare auch anfangslos ist, dann muss das Nichtewige, Zerstörbare einen Anfang gehabt haben. Nun ist aber das Organische gewiss nicht ewig und unzerstörbar in dem absoluten Sinn, in welchem wir behaupten, dass die Materie ewig und unzerstörbar sei. Vielmehr können wir nach Willkür jedes organische Wesen tödten und zu unorganischer Masse auflösen. Es ist das keineswegs dasselbe, als wenn wir einem Stück Kreide ein Ende dadurch bereiten, dass wir es mit Schwefelsäure übergiessen; hier ändert sich nur die Form, die unorganische Materie bleibt; wenn wir einen Wurm mit Schwefelsäure übergiessen, oder einen Eichbaum verbrennen, so verwandeln sie sich nicht in ein andres Thier oder eine andre Pflanze, sondern sie verschwinden gänzlich als organische Wesen und lösen sich auf in unorganische Bestandtheile. Was aber gänzlich in unorganische Materie aufgehen kann, das muss auch aus ihr herkommen, muss seine endliche Wurzel in ihr haben. Das Organische könnte — so scheint mir — nur dann als ein Ewiges gelten, wenn es zwar wohl in seiner aktuellen Gestalt, nicht aber in seinem Wesen als Organisches zerstört werden könnte. Daraus würde folgen, dass das Organische einmal entstanden sein muss, und weiter, dass es auch dereinst ein Ende haben wird. Danach müssten wir den einzelligen Organismen und den Propagations-Zellen der Metazoen und Metaphyten ewige Dauer der Fortpflanzungsfähigkeit im eigentlichen Sinn des Wortes absprechen, wenn wir ihnen auch — nach unserm Maassstab gemessen — eine ungeheuer lange Dauer zugestehen dürfen.

Doch wer will sagen, er habe in diesen schwierigen, letzten Fragen das Richtige getroffen? und wenn es selbst so

wäre, wer könnte glauben, damit das Räthsel des Lebens gelöst zu haben? Stände es fest, dass einst Urzeugung stattgefunden haben muss, so stellte sich sofort die neue Frage ein, wie war sie möglich? wie ist es zu denken, dass die uns todt scheinende unorganische Materie zu den wunderbaren Combinationen des lebenden Protoplasmas zusammentrat, zu jenem geheimnissvollen Stoff, der Fremdes aufnehmen und in seine eigne Substanz umwandeln, der wachsen und sich vermehren kann?

So stossen wir denn — wie auf allen Gebieten menschlicher Forschung — so auch bei der Frage nach Leben und Tod zuletzt auf Probleme, die uns für jetzt wenigstens noch unlösbar gegenüberstehen. Doch nicht der Besitz der vollen Wahrheit, sondern das Forschen nach ihr ist unser Theil, befriedigt, erfüllt unser Leben, ja beseligt.



ANHANG.

Zusätze und Nachweise.

1. Lebensdauer der Vögel.

Hierüber ist weniger Sicheres bekannt, als man glauben sollte, wenn man die Menge von Ornithologen, ornithologischen Vereinen und Zeitschriften in Betracht zieht. Allerdings war es für mich unmöglich und auch für meinen Zweck unnöthig, alle Notizen, die darüber hier und da zerstreut vorhanden sein mögen, aufzusuchen, und es gibt deren gewiss noch viele, die mir unbekannt geblieben sind; aber eine Zusammenstellung der bekannten und sicheren Beobachtungen scheint noch zu fehlen, und so darf es vielleicht als ein kleiner Anfang dazu betrachtet werden, wenn ich die wenigen Daten, welche mir zugänglich waren, hier folgen lasse:

Die kleineren Singvögel leben 8—18 Jahre und zwar die Nachtigall in Gefangenschaft höchstens 8 Jahre (nach Andern auch länger), die Amsel in Gefangenschaft 12 Jahre, im Freien Beide länger. Eine „Bastardnachtigall nistete 9 Jahre nacheinander in demselben Garten“ (Naumann, Vögel Deutschlands, p. 76).

Kanarienvögel halten in Gefangenschaft 12—15 Jahre aus (Naumann p. 76).

Raben sollen in Gefangenschaft gegen 100 Jahre ausgedauert haben (Naumann Bd. I, p. 125).

Elstern halten 20 Jahre in Gefangenschaft aus, leben im Freien „ohne Zweifel“ viel länger (l. c. p. 346).

Papageien „wurden in Gefangenschaft 100 Jahre alt und darüber“ (l. c. p. 125).

Der K u k u k; das im Text angeführte Beispiel, in welchem ein Exemplar 32 Jahre lang beobachtet wurde, findet sich bei Naumann p. 76.

Das Haushuhn lebt 10 — 20 Jahre, der Goldfasan 15 Jahre, der Truthahn 16 Jahre (Oken, Naturgeschichte, Vögel, p. 387).

Die Taube lebt 10 Jahre (ebendasselbst).

Der Steinadler; „im Jahr 1719 starb in Wien ein solcher, der 104 Jahre vorher gefangen worden war“ (Brehm, Leben der Vögel, p. 72).

Ein Falke (die Art ist nicht angegeben) soll 162 Jahre alt geworden sein (Knauer, siehe; „Der Naturhistoriker“, Wien, Jahrgang 1880).

Ein weissköpfiger Geyer, der 1706 gefangen worden war, starb in der Menagerie zu Wien (Schönbrunn) im Jahr 1824, lebte also 118 Jahre in Gefangenschaft (ebendasselbst).

Das Beispiel vom L ä m m e r g e y e r, welches im Text angeführt ist, steht bei „Schinz“, Vögel der Schweiz, p. 196.

Die Saatgans; nach Naumann (l. c. p. 127) „muss sie 100 Jahre alt werden und darüber“ (wirkliche Beweise dafür fehlen aber noch); in Gefangenschaft wurde eine, die angeschossen war, 17 Jahre lang gehalten.

Schwäne „sollen 300 Jahre gelebt haben“ (?) (Naumann l. c. p. 127).

Es leuchtet ein, dass Beobachtungen über die Lebensdauer der Vögel im Freien nur selten gemacht werden können, ja meistens Glücksfälle sind, die nicht provocirt werden können; um so mehr wäre es zu wünschen, dass alle derartigen Fälle gesammelt würden.

Nachdem indessen einmal die Bedeutung des langen Lebens für die Vögel klargelegt ist, als eine Compensation ihrer geringen Fruchtbarkeit und der enormen Zerstörung ihrer Brut, wird man auch, ohne die Lebensdauer einer Art direkt beobachtet zu haben, dieselbe ungefähr wenigstens erschliessen können, wenn man die Fruchtbarkeit der Art und ihre Zerstörungsziffer kennt; in Bezug auf letztere kann freilich auch meist nur eine ganz ungefähre Schätzung stattfinden,

Wenn man z. B. hört, welch kolossale Massen von Meer-vögeln auf den Felseninseln und Klippen der nördlichen Meere im Sommer brüten, und zugleich weiss, dass fast alle diese Vögel jährlich nur ein, höchstens zwei Eier legen und einer sehr starken Zerstörung ihrer Brut ausgesetzt sind, so ist man zu dem Schluss berechtigt, dass dieselben ein sehr langes Leben besitzen, also sehr oft das Brutgeschäft wiederholen können. Denn ihre Zahl

vermindert sich nicht; Jahr für Jahr bedecken unschätzbare Mengen dieser Vögel die Felswände von unten bis oben, Millionenweise sitzen sie dort zusammen und erheben sich, wenn aufgescheucht, gleich einer enormen dichten Wolke in die Luft. Selbst an solchen Stellen, welche alljährlich vom Menschen ausgebeutet werden, scheint ihre Zahl nicht merklich abzunehmen, vorausgesetzt, dass die Vögel dadurch nicht allzusehr beunruhigt und dadurch veranlasst werden, andere Brutplätze aufzusuchen. Auf der kleinen schottischen Insel St. Kilda werden alljährlich über 20,000 Junge und eine Unzahl von Eiern des grossen Tölpels (*Sula*) vom Menschen gesammelt, und obgleich dieser Vogel nur 1 Ei jährlich legt und 4 Jahre braucht, um heranzuwachsen, so vermindert sich seine Zahl dort dennoch nicht¹⁾. „Von den Brutplätzen der Insel Sylt werden alljährlich etwa 30,000 Möven- und 20,000 Seeschwalbeneier ausgeführt“²⁾, und es scheint, dass auch hier bei „planmässigem“, ein Vertreiben der Vögel vermeidendem Einsammeln keine Verminderung derselben bisher eingetreten ist.

Die Zerstörung der Brut bei den hochnordischen Vögeln geht übrigens durchaus nicht blos vom Menschen aus, sondern von den verschiedensten Raubthieren, Säugethieren, wie Vögeln; ja die Masse der sich auf den Klippen drängenden Vögel bringt allein schon vielen Jungen und Eiern den Untergang, indem sie vom Felsen hinabgedrängt werden; nach Brehm ist der Fuss eines solchen Vogelbergs stets „mit Blut und Leichen bedeckt“.

Solche Vögel müssen also ein hohes Alter erreichen, sonst wären sie längst ausgestorben; das Minimum von Lebensdauer, welches die Art zu ihrer Erhaltung fordert, ist ein hohes.

2. Lebensdauer der Säugethiere.

Die im Text enthaltenen Angaben hierüber sind verschiedenen Quellen entnommen, theils Giebel's „Säugethieren“, theils Oken's Naturgeschichte, theils Brehm's „Illustrirem Thierleben“ und einem Aufsatz von Knauer im „Naturhistoriker“, Wien 1880.

3. Lebensdauer der reifen Insekten.

Was mir darüber an sicheren Daten bekannt ist, folgt hier in kurzer Zusammenstellung. Ich sehe dabei natürlich ganz ab von der scheinbaren Verlängerung des Imago-Lebens durch

¹⁾ Oken, Naturgeschichte, Stuttgart 1837, Bd. IV, Abth. 1.

²⁾ Brehm, Leben der Vögel, p. 278.

Winterschlaf. Es gibt fast in allen Insekten-Ordnungen Arten, welche im Herbst ausschlüpfen, aber erst im nächsten Frühjahr sich fortpflanzen. Diese Zeit der Ueberwinterung kann nicht als eigentliches Leben gerechnet werden; entweder ist dasselbe hier durch Gefrieren des Thieres momentan ganz aufgehoben (Anabiose Preyer)¹⁾, oder es ist doch nur eine *vita minima* mit Herabsetzung des Stoffwechsels auf das äusserste Minimum.

Das Folgende macht durchaus nicht den Anspruch, Alles oder auch nur das Meiste von dem zu enthalten, was in der ungeheuern entomologischen Litteratur zerstreut zu finden sein könnte und noch viel weniger Alles, was einzelne Entomologen darüber *privatim* wissen; es kann deshalb nur als ein erster Versuch betrachtet werden, als ein Kern, um den sich die Hauptmasse von Thatsachen erst später ansammeln soll. Ueber die Larvendauer ist es nicht nöthig, specielle Angaben anzuführen, da hierüber in allen entomologischen Werken viele und genaue Beobachtungen niedergelegt sind.

I. Orthopteren.

Gryllotalpa. Die Eier werden im Juni oder Juli gelegt, nach 2—3 Wochen schlüpfen die Jungen aus, überwintern und sind im Mai oder Juni geschlechtsreif. „Wenn das Weibchen seine Eier gelegt hat, fällt sein Leib zusammen und seine Lebenszeit erstreckt sich dann nicht mehr viel über einen Monat.“ — „Nachdem aber dergleichen Weiblein älter oder jünger sind, nachdem bleiben sie auch länger am Leben und daher werden einige derselben auch noch im Herbst gefunden“ (Rösel, Insektenbelustigungen, Bd. II, p. 92). Rösel glaubt, dass das Weibchen die Eier bis zum Ausschlüpfen bewache, woraus sich dann allerdings sein Ueberleben der Eiablage um einen Monat sehr gut erklärte. Ob die Männchen früher sterben, wird nirgends erwähnt.

Gryllus campestris, ist im Mai reif und singt von Juni bis in den Oktober, „wo sie sämmtlich sterben“ (Oken, Naturgeschichte, Bd. II, Abth. 3, p. 1527). Schwerlich leben die einzelnen Individuen während des ganzen Sommers, wahrscheinlich greifen hier, wie bei *Gryllotalpa*, die Lebenszeiten der früher und später reifenden Individuen übereinander.

Locusta viridissima und *verrucivora* wird Ende August reif, legt in der ersten Hälfte des September die Eier in

¹⁾ „Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme“, Populäre Vorträge, Berlin 1880; siehe den „Anhang“.

die Erde und stirbt dann. Wahrscheinlich lebt das einzelne Weibchen im reifen Zustand nicht über vier Wochen. Ob die Männchen bei dieser und andern Locustiden kürzer leben, ist nicht bekannt.

Locusta cantans fand ich zahlreich von Anfang bis gegen Ende September; die gefangenen starben nach der Eiablage; wahrscheinlich leben die Männchen kürzer, da sie gegen und nach Mitte September sehr viel seltner sind, als die Weibchen.

Acridium migratorium, „nach dem Legen sterben sie“ (Oken, Naturgeschichte).

Termes, die Männchen leben wahrscheinlich nur kurz, doch fehlen noch Versuche darüber, die Weibchen „scheinen mitunter 4—5 Jahre zu leben“, wie ich einer brieflichen Mittheilung von Herrn Dr. Hagen in Cambridge Mass. entnehme.

Ephemeriden. Ueber *Ephemera vulgata* sagt Rösel (Insektenbelustigungen Bd. II, der Wasserinsekten 2^{te} Klasse, p. 60 u. f.): „Ihr Flug fängt mit Untergang der Sonne an und endigt sich noch vor Mitternacht, wann der Thau zu steigen anfängt.“ — „Die Paarung geschieht meist Nachts und dauert nur kurz. Sobald diese Insekten ausgeschlüpft sind (Nachmittags oder Abends), so sieht man sie zu Tausenden fliegen; sie paaren sich sogleich und sind des andern Tages alle todt. Doch währt ihr Ausschließen mehrere Tage, so dass, wenn der gestrige Schwarm todt ist, man heute gegen Abend einen neuen aus dem Wasser kommen sieht.“ — „Sie lassen ihre Eier nicht nur ins Wasser fallen, sondern wo sie sich hinsetzen, Bäume, Busch, Erde. Vögel, Forellen und alle Fische stellen ihnen nach.“

Herr Dr. Hagen schreibt mir:

„Nur bei einigen Arten ist das Leben so kurz; so bei *Palinogenia*, wo die Weibchen nicht einmal die Häutung der Subimago abwarten, — ich denke, es ist noch nie eine Imago gesehen worden. Das Imago-Männchen, oft noch mit halber Subimago-Haut, begattet das Subimago-Weibchen und sofort wird der Inhalt beider Ovarien ausgestossen und das Leben ist zu Ende; es ist wohl möglich, dass die Geburt sogar durch Ruptur der Bauchsegmente erfolgt.“

Libellula. „Alle Libellen leben als Imago Wochen lang und sind nicht gleich, sondern erst nach einigen Tagen begattungsfähig.“

Lepisma saccharina; ein Individuum lebte 2 Jahre

lang in einer Pillenschachtel, ob von *Lycopodium*-Staub oder ganz ohne Nahrung? ¹⁾

II. Neuropteren.

Phryganiden „leben im Imago-Zustand — wahrscheinlich, ohne Nahrung zu sich zu nehmen — gewiss eine Woche, wenn nicht mehr“ (brifliche Mittheilung von Hrn. Dr. Hagen). *Phryganea grandis* enthält nach neuesten Untersuchungen ²⁾ niemals Nahrung im Darm, meist Luft, so dass der vordere Theil des Chylusmagens ganz aufgebläht davon ist.

III. Strepsipteren.

Die Larve braucht zu ihrer Entwicklung etwas weniger Zeit als die Bienenlarve, in die sie sich eingebohrt hat; Puppendauer 8—10 Tage. Die heftig umherflatternden Männchen leben nur 2—3 Stunden, die Weibchen jedenfalls mehrere Tage; möglicherweise lassen sie sogar die Begattung erst zu, wenn sie 3—5 Tage alt sind; die lebendig gebärenden Weibchen scheinen nur ein Mal Junge zu produciren und dann abzusterben; bekanntlich steht es noch nicht fest, ob sie sich etwa auch durch Parthenogenese fortpflanzen. (Siehe v. Siebold, Ueber Paedogenesis der Strepsipteren, Zeitschr. f. wissensch. Zool. Tom. XX. 1870.)

IV. Hemipteren.

Aphis; Bonnet (Observations sur les Pucerons, Paris 1745) hielt ein parthenogenetisches Weibchen von *Aphis evonymi* von Geburt an 31 Tage, während welcher es 95 Junge hervorbrachte; Gleichen hielt parthenogenetische Weibchen von *Aphis mali* 15—23 Tage lang.

Aphis foliorum ulmi.

Die Stammutter einer Kolonie, die im Mai aus dem überwinterten Ei schlüpft, ist Ende Juli 2''' lang, lebt also mindestens 2½ Monate. (De Geer, Abhandlungen zur Geschichte der Insekten, 1783. III, p. 53.)

Phylloxera vastatrix; die Männchen sind blos „ephemere Geschlechtsorganismen, es fehlt ihnen Rüssel und Darm und sie sterben sofort nach der Befruchtung der Weibchen.

Pemphigus terebinthi, sowohl männliche als weibliche Geschlechtsthiere sind flügellos und ohne Rüssel, können keine

¹⁾ Entomolog. Mag. Vol. I, p. 527. (1833.)

²⁾ Imhof, Beiträge zur Anatomie der *Perla maxima*. Inaug. Diss. Aarau 1881.

Nahrung aufnehmen und leben in Folge dessen nur ganz kurz, viel kürzer als die parthenogenetischen Weibchen derselben Art. (Derbès, Note sur les aphides du pistachier térébinthe, Ann. scienc. nat. Tom. XVII, 1872.)

Cicaden; trotzdem viele ausführliche Beschreibungen der Lebensgeschichte der Cikaden aus dem vorigen und vorletzten Jahrhundert existiren, konnte ich doch nur über eine Art einigermaßen bestimmte Angaben über die Lebensdauer des reifen Insektes finden. P. Kalm sagt von der nordamerikanischen Cicada septemdecim, die zuweilen in ungeheuren Massen auftritt, dass „nach 6 Wochen alle verschwunden waren“, und Hildreth gibt die Lebensdauer der Weibchen auf 20—25 Tage an. Dies stimmt auch ganz wohl damit, dass die Cikaden mehrere Hundert Eier (Hildreth gibt an: 1000) ablegen, von denen je 16—20 in einen ins Holz gebohrten Kanal geschoben werden; die Weibchen brauchen also Zeit zur Eiablage. (Oken, Naturgeschichte, 2ter Bd., 3te Abtheilung, p. 1588 u. f.)

Acanthia lectularia; über die Bettwanze liegen keine Beobachtungen vor, aus welchen die normale Lebensdauer zu entnehmen wäre; dagegen mancherlei Angaben, welche zeigen, dass sie ungemein lebenszäh sind, wie es für Parasiten wünschenswerth ist, deren Nahrungsaufnahme und dadurch auch deren Wachsthum und Fortpflanzung den grössten Unregelmässigkeiten ausgesetzt ist. Sie können unglaublich lange hungern und die höchsten Kältegrade ertragen. Leunis (Zoologie p. 659) erzählt von einem in eine Schachtel eingesperrten und dort vergessenen Weibchen, welches nach 6 Monaten Hungerns nicht nur noch lebte, sondern sogar von einem Kranz ebenfalls lebender Jungen umgeben war. Göze fand Wanzen in den Vorhängen eines alten, 6 Jahre lang nicht benutzten Bettes; „sie sahen aber aus, wie weisses Papier;“ ich habe selbst einen ähnlichen Fall beobachtet; die ausgehungerten Thiere waren ganz durchsichtig. De Geer stellte Wanzen in dem kalten Winter 1772 (bis — 33° C.) in ein ungeheiztes Zimmer; sie brachten den ganzen Winter in Erstarrung zu, lebten aber dennoch im Mai wieder auf. (De Geer Bd. III, p. 195 und Oken, Naturgeschichte, 2. Bd., 3. Abth., p. 1613.)

V. Dipteren.

Pulex irritans; vom Floh sagt Oken (Naturgesch., Bd. 2, Abth. 2, p. 759): „sind die Eier gelegt, so erfolgt der Tod nach 2 oder 3 Tagen, wenn man sie auch gleich Blut saugen

lässt“. Wie lange der Floh lebt vom Ausschlüpfen aus der Puppe bis zur Begattung resp. Eiablage, ist nicht angegeben.

Sarcophaga carnaria, die weibliche Fliege, stirbt 10—12 Stunden nach dem Ausschlüpfen der lebendiggeborenen Jungen; die Zeit vom Ausschlüpfen aus der Puppe bis zur Geburt der Jungen wird nicht angegeben. (Oken nach Réaumur Mém. p. s. à l'hist. Insectes. Paris 1740—48. IV.)

Musca domestica, die gemeine Stubenfliege, beginnt mit der Eiablage im Sommer 8 Tage nach dem Ausschlüpfen; sie legen mehrmals. (v. Gleichen, Geschichte der gemeinen Stubenfliege, Nürnberg 1764.)

Eristalis tenax. Diese grosse Fliege lebt bekanntlich als Larve in Mistjauche und wurde schon von Réaumur als Rattenschwanzlarve beschrieben und abgebildet. Ich hielt ein kürzlich ausgeschlüpfte Weibchen vom 30. August bis zum 4. Oktober in einem geräumigen, mit Gaze verschlossenen Glase. Das Thier lernte sich sehr bald in seinem Gefängniss geschickt umherbewegen, ohne Fluchtversuche zu machen; es summt lustig in Spiraltouren umher und nährte sich reichlich von dem dargebotenen Zuckerwasser. Vom 12. September an aber schwärmte es nicht mehr umher, sondern flog nur, wenn es aufgescheucht wurde, kurze Strecken weit. Ich glaubte schon, dass sein Ende herannahe, allein die Sache klärte sich in andrer Weise auf; die Fliege legte am 26. September ein grosses Packet Eier ab und am 29. ein zweites ebenso grosses. Vermuthlich verhindert die Schwere der in Massen reifenden Eier das Thier an ausdauerndem Flug. Die Eiablage ist aller Wahrscheinlichkeit nach hier bedeutend verzögert worden, weil die Begattung ausblieb. Am 4. Oktober erfolgte der Tod, die Fliege hatte also 35 Tage gelebt. Leider konnte ich den Gegenversuch, wie lange ein mit Männchen versehenes Weibchen lebt, bisher nicht anstellen.

VI. Lepidopteren.

Ueber diese Ordnung verdanke ich besonders den Herren W. H. Edwards in Coalburgh, W. Virginia und Hofrath Dr. Speyer in Rhoden werthvolle briefliche Notizen¹⁾.

Ueber die Lebensdauer der Imagines im Allgemeinen schreibt mir der Letztere:

¹⁾ Herr Edwards hat inzwischen diese mir brieflich gemachten Angaben mit ausführlichen Belegen publicirt. Siehe: „On the length of life by butterflies“. Canadian Entomologist 1881, p. 205.

„Es ist mir unwahrscheinlich, dass irgend ein Schmetterling im Imago-Zustand ein volles Jahr am Leben bleibt. Im August kommen überwinterte Stücke nur als Seltenheiten vor (bei spätem Eintritt der Sommerwärme); so einmal eine ganz verflogene *Vanessa cardui*“ (Entomolog. Nachrichten, 1881, p. 146).

Auf meine Frage, ob es feststehe, dass gewisse Falter keinerlei Nahrung, auch keine Flüssigkeit zu sich nehmen, oder überhaupt keine Mundöffnung mehr besitzen, was als ein Zeichen äusserster Anpassung der Lebensdauer an die einmalige und rasche Eiablage zu betrachten wäre, antwortete mir Herr Dr. Speyer:

„Die flügellosen Weibchen der Psychiden scheinen gar keine Mundöffnung zu haben, wenigstens konnte ich bei *Psyche unicolor* (*graminella*) keine solche finden; sie verlassen auch den Sack vor dem Tode nicht, nehmen also gewiss nicht einmal Wasser zu sich. Dasselbe ist der Fall mit den flügellosen Weibchen von *Heterogynis*, mit *Orgyia ericae* und wohl mit allen Weibchen der Gattung *Orgyia* s. str.; wahrscheinlich auch bei *Heterogynis*- und *Psyche*-Männchen (nach getrockneten Exemplaren). Ich habe nie bemerkt, dass die bei Tage fliegenden Saturniden, Bombyciden und andere rüssellose Falter sich an feuchten Stellen niedergelassen oder sonst wässrige Stoffe geleckt hätten und bezweifle, dass sie es thun. Leckorgane scheinen sie nicht zu besitzen.“

Auf meine Frage, ob es für irgend welche Schmetterlinge festgestellt sei, dass die beiden Geschlechter eine verschiedene Lebensdauer besitzen, erwiderte Herr Dr. Speyer, dass ihm darüber keine Beobachtungen bekannt seien.

Bestimmte, auf direkter Beobachtung einzelner Individuen basirte Beobachtungen über die Lebensdauer von Schmetterlingen besitze ich nur die folgenden¹⁾:

Pieris napi var. *Bryoniae* ♂ und ♀ im Freien gefangen, lebten noch 10 Tage im Zwinger und wurden dann getödtet.

Vanessa Prorsa lebten 10 Tage im Zwinger als Maximum.

Vanessa Urticae lebte 10—13 Tage im Zwinger.

Papilio Ajax. Nach brieflicher Mittheilung von Herrn W. H. Edwards hat das Weibchen beim Ausschlüpfen noch ganz unreife Eier und lebt etwa 6 Wochen (abgeschätzt nach dem ersten Erscheinen und dem Verschwinden der betreffenden Generation)²⁾.

¹⁾ Wo keine Quelle angegeben ist, rührt die Beobachtung von mir selbst her.

²⁾ In der oben citirten, seither gedruckten Abhandlung kommt Edwards nach genauer Erwägung aller seiner Notizen zu der Lebensdauer von nur 3—4 Wochen.

Die Männchen leben am längsten und fliegen noch sehr zerfetzt und abgeflogen. Selten sieht man ein abgeflogenes Weibchen, „ich glaube, die Weibchen leben nicht lange nach Ablage ihrer Eier, doch werden sie sicher mehrere Tage, sehr wahrscheinlich sogar 2 Wochen mit Eierlegen beschäftigt sein“.

Lycaena violacea; die erste Brut dieser Art lebt nach Edwards höchstens 3—4 Wochen.

Smerinthus Tiliae, ein am 24. Juni gefangenes, frisch ausgeschlüpftes Weibchen, befand sich am 29. in coitu, legte Eier (etwa 80) am 1. Juli und war am 2. Juli todt; lebte also 9 Tage und überlebte die Eiablage nur um 1 Tag; nahm keine Nahrung zu sich während dieser Zeit.

Macroglossa stellatarum, ein Weibchen im Freien gefangen und schon begattet, lebte im Zwinger vom 28. Juni bis 4. Juli und legte während dem stets einzeln Eier ab, im Ganzen etwa achtzig, dann verschwand es und muss gestorben sein, obgleich es in dem mit Gras bewachsenen grossen Zwinger nicht aufgefunden wurde.

Saturnia pyri, ein am 24. oder 25. April ausgeschlüpftes Paar blieb vom 26. an bis zum 2. Mai in coitu, also 6—7 Tage, dann legte das Weibchen eine grosse Menge Eier und starb.

Psyche graminella; die auf Begattung angewiesenen Weibchen leben mehrere Tage, und falls die Begattung nicht erfolgt, bis über eine Woche (Speyer).

Solenobia triquetrella, „die parthenogenetische Form, bei der ich in Oken's Isis schon 1846, p. 30 die Parthenogenesis bestimmt nachwies, legt bald nach dem Ausschlüpfen ihre gesämmten Eier in den verlassnen Sack, fällt dann ganz eingeschrumpft von demselben herab und ist nach einigen Stunden todt. Das nicht parthenogenetische Weibchen derselben Art bleibt dagegen mehrere Tage hindurch ruhig sitzen, um die Begattung abzuwarten und lebt länger als eine Woche, wenn diese nicht erfolgt.“ „Die parthenogenetischen Weibchen leben kaum einen Tag, und ebenso ist es mit den parthenogenetischen Weibchen einer andern Art von *Solenobia* (*inconspicua*?).“ (Briefliche Notiz von Herrn Dr. Speyer.)

Psyche calcella O.; auch die Männchen leben sehr kurz; „solche, die Abends ausgeschlüpft waren, fanden sich am folgenden Morgen todt und mit abgeflogenen Flügeln am Boden ihres Zwingers.“ (Dr. Speyer.)

Eupithecia sp. (Geometride) „kann 3—4 Wochen bei guter Fütterung in Gefangenschaft gehalten werden; die Männchen begatten die Weibchen mehrmals und diese legen noch Eier,

wenn sie schon völlig matt und zum Kriechen und Fliegen unfähig geworden sind.“ (Dr. Speyer.)

Aus dieser kleinen Reihe von Beobachtungen werden wohl die im Text gezogenen Schlüsse und abgeleiteten Anschauungen hinlänglich gestützt erscheinen. Doch wäre hier offenbar noch sehr Vieles zu thun und es müsste für einen Lepidopterologen ein äusserst dankbares Feld sein, sichere Beobachtungen über die Lebensdauer verschiedner Schmetterlinge anzustellen und sie in Beziehung zu setzen mit den Lebensbedingungen, der Art der Eiablage, der Verkümmernng der Flügel, der äussern Mundtheile oder gar der Verwachsung des Mundes selbst, falls diese wirklich hier vorkommt, wie es ja bei gewissen Blattläusen bestimmt der Fall ist.

VII. Coleopteren.

Melolontha vulgaris; Maikäfer, welche ich in einem luftigen Zwinger bei stets frischem Futter und hinreichender Feuchtigkeit hielt, lebten nicht über 39 Tage. Von 49 Käfern lebte nur ein Weibchen so lange, ein anderes lebte 36 Tage, ein drittes 35 Tage, zwei Weibchen nur 24 Tage, alle andern kürzer. Von den Männchen lebte nur eins 29 Tage. Alle diese Zahlen bleiben um einige Tage hinter der wirklichen Maximaldauer des Lebens zurück, da die Käfer im Freien gefangen wurden, also mindestens einen Tag schon gelebt hatten; doch kann die Differenz nur gering sein, da unter 49 Käfern nur drei Weibchen 35—39 Tage ausdauerten und nur 1 Männchen 29 Tage; alle früher Gestorbenen werden solche gewesen sein, die schon vor dem Einfangen längere Zeit gelebt hatten.

Eine exakte Anstellung des Versuchs mit überwinterten Puppen würde ergeben, ob die Lebensdauer der Männchen wirklich etwa 10 Tage kürzer ist, als die der Weibchen, oder ob hier der Zufall seine Hand mit im Spiele hatte. So viel konnte ich feststellen, dass der Coitus von beiden Geschlechtern öfters wiederholt wird. Ein Paar, welches am 17. in Begattung angetroffen worden war, trennte sich am Abend, befand sich aber am Morgen des 18. wieder in coitu, um sich Mittags wieder zu trennen. Ein Paar wurde am 22. und wieder am 26. in coitu getroffen.

Bei verschiedenen Exemplaren beobachtete ich das Absterben. Mehrere Tage vorher wird das Thier schon träg, fliegt nicht mehr, hört mit Fressen auf und kriecht zuletzt nur noch auf Anstossen. Dann fällt es auf den Boden und bleibt liegen, scheinbar todt,

bewegt aber auf Reizung und eine Zeit lang auch von selbst noch die Beine. Der Tod tritt ganz allmählig ein; von Zeit zu Zeit erfolgt noch eine Bewegung eines Beins, endlich nach mehreren Stunden hört jedes Lebenszeichen auf.

Nur in einem Fall fand ich Bakterien in grosser Menge im Blut, wie in den Geweben; bei den übrigen frisch Gestorbenen fiel mir nur eine grosse Trockenheit der Gewebe auf.

Carabus auratus; ein Versuch mit einem am 27. Mai gefangenen Käfer ergab nur 14 Tage Lebensdauer, was vermuthlich zu kurz ist, denn man sieht die Käfer im Freien von Ende Mai bis Anfang Juli.

Lucanus cervus; im Freien gefangene und in Gefangenschaft mit Zuckerwasser gefütterte Männchen habe ich nicht über 14 Tage am Leben erhalten, manche kürzer. Bekanntlich erscheint der Käfer nur im Juni und Juli, lebt also gewiss nicht viel länger als einen Monat, wie denn überhaupt viele Käfer nur in bestimmten Monaten gefunden werden, also etwas kürzer leben werden, als ihre Erscheinungszeit dauert. Genauere Angaben, besonders auch über etwaige Verschiedenheiten in der Lebensdauer der Geschlechter, sind mir nicht bekannt.

In der Litteratur existiren hier und da zerstreut Angaben über auffallend langes Leben von Käfern; Hr. Dr. Hagen in Cambridge Mass. hatte die Freundlichkeit, mich auf mehrere derselben aufmerksam zu machen und mir einige Beobachtungen darüber mitzutheilen:

Cerambyx Heros; 1 Exemplar lebte in Gefangenschaft vom August bis in den Februar des folgenden Jahres¹⁾.

Saperda Carcharias; 1 Exemplar lebte vom 5. Juli bis zum 24. Juli des folgenden Jahres¹⁾.

Buprestis splendens; 1 Exemplar wurde lebend in London aus einem Pult herausgeschnitten, der 30 Jahre lang in einem Comptoir gestanden hatte, dessen Holz also vor seiner Verarbeitung schon die Larve enthalten haben muss¹⁾.

Blaps mortisaga; 1 Exemplar blieb 3 Monate am Leben, 2 andere 3 Jahre.

Blaps fatidica, 1 Exemplar wurde in einer Schachtel vergessen und lebte noch, als nach 6 Jahren dieselbe geöffnet wurde.

¹⁾ Entomolog. Mag. Vol. I, p. 527 (1823).

Blaps obtusa; 1 Exemplar lebte 1 1/2 Jahr in Gefangenschaft.

Eleodes grandis und *dentipes*; 8 aus Californien stammende Käfer wurden von Herrn Dr. Gissler in Brooklyn 2 Jahre lang ohne Futter in Gefangenschaft gehalten, dann schickte sie dieser an Hrn. Dr. Hagen, bei welchem sie noch ein Jahr aushielten.

Goliathus cacicus; 1 Exemplar lebte im Gewächshaus 5 Monate.

Herr Dr. Hagen schreibt mir ausserdem: „Bei den über 1 Jahr lebenden Käfern, *Blaps*, bei Ameisen, *Pasimachus* (*Carabide*) findet man unter je 100 Stück etwa 30, bei welchen die ganze Cuticula matt und abgenutzt ist, rissig, und bei welchen die grossen Mandibeln so stark aufgebraucht sind, dass früher Arten darauf gegründet wurden; die Mandibeln sind oft bis auf die Hypodermis abgenutzt.“

Nach diesen mir vorliegenden Daten möchte ich glauben, dass es Käfer gibt, die normaler Weise mehrere Jahre leben, so vor Allem die Blapiden. Doch ist es mir sehr wahrscheinlich, dass hier noch etwas Anderes mitspielt, nämlich eine *Vita minima*, eine Art von Scheintod, die ich als Hungerschlaf, nach Analogie von Winterschlaf bezeichnen möchte, ein Herabsinken der Lebensprocesse auf ein Minimum in Folge fehlender Ernährung. Man schreibt den Winterschlaf gewöhnlich bloß der Kälte zu, die Insekten sollen durch niedrigere Temperatur zum Scheintod erstarren. Nicht bei allen Insekten wirkt indessen die Kälte in dieser Weise. Bei den Bienen z. B. sinkt zwar im Anfang des Winters auch die Lebhaftigkeit der Thiere bedeutend herab, wenn aber dann die Kälte noch steigt, so werden die Bienen wieder lebhaft, rennen im Stock umher, „suchen sich durch Bewegung zu erwärmen“, wie die Bienenzüchter sagen, und erhalten sich so am Leben. Wird der Frost zu stark, so sterben sie. In den Tropen fällt die Zeit des Schlafes für viele Thiere in die Zeit der grössten Hitze und Dürre. — Demnach kann der Organismus auf verschiedene Weise in diesen Zustand der *Vita minima* versetzt werden, und die Annahme, dass dies bei gewissen Insekten auch durch Hungern geschehen könne, hat an und für sich nichts Befremdendes. Ob sie richtig ist, müssen exakt angestellte Versuche lehren, wie ich deren einige begonnen habe. Die Thatsache, dass einzelne Käfer mehrere (bis 6!) Jahre lang ohne Nahrung am Leben blieben, lässt sich übrigens kaum anders auslegen, da gerade diese Käfer unter normalen Verhältnissen reichlich Nahrung zu sich nehmen und es undenkbar ist, dass sie im Stande sein

sollten, Jahre lang ohne Nahrung zu leben, wenn der Stoffwechsel dabei seine normale Energie behauptete.

Ein sehr schönes Beispiel dafür, dass Langlebigkeit durch Verlängerung der Fortpflanzungsperiode hervorgerufen werden kann, theilt mir Herr Dr. Adler in Folgendem mit: „Vor drei Jahren beobachtete ich zufällig, dass bei *Chrysomela varians* eine ovo-vivipare Fortpflanzung besteht, eine Thatsache, die, wie ich später erfuhr, schon von einem Entomologen entdeckt war.“

„Das Ei durchläuft im Ovarium die ganze embryonale Entwicklung: ist dieselbe vollendet, so wird das Ei gelegt, und wenige Minuten später durchbricht die Larve die Eihaut. In jedem Ovarial-Fache entwickelt sich zur Zeit je ein Ei. Die Folge ist, dass die Eier in längeren Zwischenräumen gelegt werden. Um aber eine grössere Serie von Eiern zur Entwicklung zu bringen, ist eine längere Lebensdauer des Individuums nothwendig. So kommt es, dass einzelne Weibchen ein volles Jahr am Leben bleiben. Bei den übrigen *Chrysomela*-Arten pflegen in einem Jahre zwei Generationen aufzutreten, und die Lebensdauer des einzelnen Individuums beträgt einige Monate bis zu einem halben Jahre.“

VIII. Hymenopteren.

1) Gallwespen. Bestimmte Angaben über die Lebensdauer der Imagines von Blatt-, Holz- und Schlupfwespen habe ich nicht auffinden können; dagegen bin ich durch die Güte des ausgezeichneten Beobachters der Gallwespen, Herrn Dr. Adler, im Besitz genauer Angaben über diese Familie. Auf Grund allgemeiner Ansichten richtete ich an Herrn Dr. Adler die Frage, ob man etwa bei den Gallwespen beobachten könne, dass ihre Lebensdauer verschieden sei, je nach der Dauer der Eiablage, ob also Arten, welche sehr viele Eier ablegen müssen, oder bei welchen die Eiablage besonders schwierig und zeitraubend ist, länger leben, als solche Arten, welche relativ wenig Eier ablegen, oder dieselben sehr leicht und rasch an den geeigneten Platz schaffen können.

Diese Vermuthung bestätigte Herr Dr. Adler vollkommen und belegte sie mit folgenden Angaben:

„Die zu *Neuroterus* gehörende Sommergeneration (*Spathegaster*) hat von allen Gallwespen die kürzeste Lebensdauer: durchschnittlich habe ich sie nur 3 bis 4 Tage am Leben erhalten, mochten sie aus Gallen gezogen oder im Freien eingefangen sein. Die Arbeit des Eierlegens erfordert für diese Generation die kürzeste Zeit und die geringste Kraftanstrengung, indem die Eier in die

Blattfläche gelegt werden. Die Zahl der Eier in den Ovarien ist hier die kleinste, im Durchschnitt 200. Ohne Zweifel aber kann eine Wespe mit Leichtigkeit an einem Tage 100 Eier legen.

Etwas längere Lebensdauer hat die zu *Dryophanta* gehörende Sommergeneration (*Spathegaster Taschenbergi*, *verrucosus* etc.). Exemplare dieser Generation habe ich 6—8 Tage in der Gefangenschaft erhalten. Das Eierlegen erfordert einen grösseren Aufwand an Zeit und Kraft, indem der Stachel die ziemlich festen Blattrippen durchbohren muss. Die Anzahl der Eier in den Ovarien beträgt durchschnittlich 300 bis 400.

Wieder eine längere Lebensdauer haben die Sommergenerationen von *Andricus*, die zu dem umfangreichen Genus *Aphilotrix* gehören; die kleineren *Andricus*, wie *nudus*, *cirratus*, *noduli* habe ich eine Woche, die grösseren: *inflator*, *curvator*, *ramuli*, 2 Wochen lebend erhalten. Die kleinen stechen ganz zarte, unausgebildete Knospen an, die grösseren dagegen ausgewachsene mit festeren Schuppen umschlossene Knospen; erstere haben 400 bis 500 Eier in den Ovarien, letztere über 600.

Eine weit längere Lebensdauer zeigen die agamen Wintergenerationen; die *Neuroterus*-Arten haben die kürzeste und sind nicht länger als höchstens zwei Wochen zu erhalten, dagegen leben die *Aphilotrix*-Arten mit Leichtigkeit vier Wochen, *Dryophanta* und *Biorhiza* noch länger. *Dryophanta scutellaris* habe ich drei Monate am Leben erhalten. Die Anzahl der Eier ist bei allen diesen agamen Wespen weit grösser, bei *Dryophanta* und *Aphilotrix* 1200, bei *Neuroterus* etwa 1000.“

Man sieht also, dass in der That die Lebensdauer im Allgemeinen um so länger ist, je anstrengender und zeitraubender das Eierlegen ist und je grösser der Vorrath von Eiern ist, der abgelegt werden soll. Es versteht sich, dass hier, wie überall, nicht diese Momente allein bestimmen, es kann dabei noch Mancherlei mitwirken, was für jetzt noch nicht zu erkennen ist. Es wäre z. B. recht wohl möglich, dass die Jahreszeit, in welcher die Art ausschlüpft, dabei von indirektem Einfluss ist. Die langlebige *Biorhiza* z. B. schlüpft mitten im Winter aus ihrer Galle aus und beginnt damit, ihre Eier in die Eichenknospen zu legen. Obgleich sie sehr unempfindlich gegen niedrige Temperatur ist, wie ich denn selbst sie bei $+ 5^{\circ}$ R. Eier legen sah, so wird sie doch durch starken Frost jedenfalls genöthigt, ihr Geschäft zu unterbrechen und sich im dürren Laub am Boden zu verstecken. Solche Unterbrechungen können lange anhalten und sich öfter wiederholen, so dass wir in der auffallend langen Lebens-

dauer dieser Art vielleicht zugleich eine Anpassung an das Leben im Winter zu sehen haben.

2) Ameisen. Bei *Lasius flavus* werden die Eier im Herbst gelegt, und die jungen Larven überwintern im Nest. Im Juni schlüpfen dann Männchen und Weibchen aus der Puppe und copuliren sich im Juli bis August. Die Männchen fliegen mit den Weibchen aus dem Nest weg, kommen aber nicht wieder dahin zurück, sondern „leben nur kurze Zeit nach der Begattung“. Auch die Weibchen scheinen nicht wieder ins alte Nest zurückzukehren, können aber neue Colonien gründen, doch ist dieser Punkt grade der noch am wenigstens klare in der Biologie der Ameisen. Dagegen ist vollkommen sicher, dass die Weibchen dann Jahre lang im Innern des Nestes fortleben, und fortfahren befruchtete Eier zu legen. Man findet zuweilen solche alte Weibchen im Stock, deren Kiefer bis auf die Hypodermis stellenweise abgenutzt sind.

Damit stimmen die Zuchtversuche. Schon P. Huber¹⁾ und Christ gaben die Lebensdauer der Weibchen auf 3—4 Jahre an, und Sir John Lubbock, der sich neuerdings sehr eingehend mit der Biologie der Ameisen beschäftigt hat, konnte eine Arbeiterin von *Formica sanguinea* 5 Jahre lang am Leben erhalten, und er hatte die Güte, mir brieflich mitzutheilen, dass zwei Weibchen von *Formica fusca* nebst einem Dutzend Arbeiterinnen, welche er im December 1874 vom Wald holte, noch heute (Juli 1881) leben²⁾; diese also im Imago-Zustand bereits länger als 6 $\frac{1}{2}$ Jahre!

Dagegen gelang es ihm nie, Männchen „länger als ein paar Wochen am Leben zu erhalten“. Dass die Weibchen hier, wie bei den Bienen, vor Schädlichkeiten und Gefahren soviel nur immer möglich geschützt werden, wird von älteren und neueren Beobachtern übereinstimmend angegeben. So schreibt mir Herr Dr. A. Forel, der gründliche Kenner der schweizerischen Ameisen: „Die Weibchen werden nur ein Mal befruchtet und dann in der Tiefe des Nestes von den Arbeiterinnen gepflegt, gereinigt

¹⁾ Recherches sur les mœurs des Fourmis indigènes. Genève 1810.

²⁾ Nach späteren Mittheilungen Sir John Lubbock's lebten die 2 Weibchen noch am 25. September, haben also ein Alter von mindestens 7 Jahren! Siehe: „Observations on Ants, Bees and Wasps, Part. VIII, p. 385. Linn. Soc. Journ. Zool. Vol. XV (1881). Seitdem wurden die Zuchtversuche mit Ameisen fortgesetzt, und festgestellt, dass ein Weibchen von *Formica fusca* 13 Jahre lang lebte, ein Weibchen von *Lasius niger* aber 9 Jahre lang in Gefangenschaft gelebt hatte und immer noch fortfuhr, Eier zu legen. Journ. Linn. Soc. Vol. XX, p. 133.

und gefüttert; oft findet man solche, die nur noch drei Beine haben und ein ganz erodirtes Chitinskelett. Sie kommen nie aus der Tiefe des Nestes heraus und haben nur Eier zu legen“.

In Betreff der Arbeiterinnen glaubt Forel, dass sie zwar der Anlage nach ebensolang leben können, als die Weibchen (wie ja die Zuchtversuche von Lubbock beweisen), dass sie aber im Freien meist früher sterben, was „sicherlich mit den viel grösseren Gefahren zusammenhängt, welchen sie ausgesetzt sind“. Dasselbe Verhältniss scheint sich bei den Bienen zu wiederholen; doch ist es dort noch nicht festgestellt, dass Arbeiterinnen in Gefangenschaft ebensolang leben, als Königinnen.

3) Bienen. Nach v. Berlepsch¹⁾ lebt die Königin „ausnahmsweise“ 5 Jahre, gewöhnlich aber nur 2—3 Sommer. Die Arbeiterinnen scheinen alle viel kürzer zu leben und zwar stets weniger als 1 Jahr. Direkte Versuche an gefangenen und isolirten Thieren, oder an gezeichneten Individuen im Freien liegen freilich nicht vor, allein die Statistik des Bienenstocks führt zu dem obigen Satz. Jeden Winter geht der Stock von 12—20,000 Stück auf 2—3000 herunter; die Königin legt am meisten im Frühjahr, und diese Arbeiterinnen sterben wohl vor dem Winter und werden ersetzt durch die, welche im Sommer und Herbst, und bei mildem Wetter selbst im Winter ausschlüpfen. Da die Königin zu diesen Zeiten viel weniger legt, so begreift man die Ungleichheit der Zahlen. Die Arbeiterinnen leben mithin kaum länger als 6 bis 7 Monate, zur Zeit des stärksten Eintragens (Mai—Juli) sogar nur 3 Monate. Ein Versuch, die Lebensdauer der Arbeiterinnen und Drohnen dadurch zu bestimmen, dass man dem Stock die Königin am Ende des Sommers nahm, ergab 6 Monate Lebensdauer für die Arbeiterinnen, 4 Monate für die Drohnen²⁾.

Die Letzteren leben übrigens meist noch kürzer, da ihrem Leben gewaltsam früher ein Ende gemacht wird. Die bekannte „Drohnenschlacht“ soll übrigens nach den neueren Erfahrungen nicht auf einer direkten Ermordung der Drohnen durch die stachelbewehrten Arbeiterinnen beruhen, sondern nur darauf, dass die Arbeiterinnen die unnützen Drohnen vom Futter wegdrängen, so dass sie verhungern müssen.

4) Wespen. Interessanterweise ist noch bei den nächsten Verwandten der Honigbienen die Lebensdauer der Weibchen eine

¹⁾ A. v. Berlepsch, Die Biene und ihre Zucht etc. 3. Auflage. Mannheim 1872.

²⁾ E. Bevan, „Ueber die Honigbiene und die Länge ihres Lebens“; ein Referat darüber in Oken's Isis v. 1844, p. 506.

viel kürzere, entsprechend dem noch erheblich geringeren Grad von Arbeitstheilung, der hier in der Kolonie stattfindet. Bei *Polistes gallica* sowohl, als bei *Vespa* haben die Weibchen nicht nur Eier zu legen, sondern nehmen Theil am Bau der Zellen und am Eintragen der Nahrung; sie sind demnach einer bedeutend grösseren Abnutzung ihres Körpers, besonders der Flügel und grösserer Gefährdung durch Feinde ausgesetzt.

Bekanntlich wies schon Leuckart nach, dass die sogenannten „Arbeiterinnen“ von *Polistes gallica* und *Bombus* keine geschlechtlich verkümmerten Weibchen sind, wie die Bienen-Arbeiterinnen, sondern nur kleinere, aber völlig begattungs- und befruchtungsfähige Weibchen, die jedoch, wie v. Siebold nachwies, die Begattung nicht vollziehen, sondern sich parthenogenetisch fortpflanzen.

Das überwinterte und begattete Weibchen beginnt mit der Gründung einer Kolonie Anfang Mai; die Verpuppung der ersten, aus etwa 15 Eiern bestehenden Beute erfolgt Anfang Juni, das Ausschlüpfen in der zweiten Hälfte Juni. Dies sind die kleinen sogenannten Arbeiterinnen, die nun bei der Fütterung der zweiten Brut so gute Dienste leisten, dass diese die volle Grösse des überwinterten Weibchens erreichen und sich von ihr nur durch die Unverletztheit der Flügel unterscheiden, welche bei jener bereits bedeutend abgenutzt sind.

Die Männchen erscheinen Anfangs Juli, im August ist ihr Samen erst reif und nun erfolgt die Begattung der „eigentlichen, begattungsbedürftigen Weibchen“, welche inzwischen ebenfalls ausgeschlüpft sind. Dies sind dann die Weibchen, welche überwintern und im nächsten Frühjahr einen neuen Stock gründen; das alte Weibchen, vom Winter vorher, stirbt, es überlebt den Sommer nicht, in dem es eine Kolonie gegründet hat. Während nun die jungen, begatteten Weibchen beim Eintritt der ersten Nachtfröste Winterquartiere aufsuchen, thun dies die Männchen nicht, sie überwintern niemals, sondern gehen im Oktober zu Grunde; ebenso die beim Begattungsflug im Stock zurückgebliebenen, parthenogenetischen Weibchen.

Bei *Polistes gallica* leben also die Männchen höchstens 3 Monate (Juli bis Anfang Oktober), die parthenogenetischen Weibchen höchstens einen halben Monat länger (von Mitte Juni bis Oktober), die späteren Generationen derselben aber kürzer. Nur die Sexual-Weibchen leben etwa ein volles Jahr, eingerechnet den Winterschlaf.

Bei der Gattung *Vespa* ist es ganz ähnlich. Bei Beiden kommt das Vermögen der Fortpflanzung nicht nur einem einzigen Weibchen des Stockes zu, sondern sehr vielen. Erst bei der

Gattung *Apis* ist die Arbeitstheilung eine vollständige, die Weibchen sind in ächte, fortpflanzungsfähige und in zur Fortpflanzung unfähige Arbeiterinnen geschieden.

4. Lebensdauer niederer Seethiere.

Auf diesem Gebiet ist mir in der Litteratur nur eine bestimmte Angabe begegnet. Sie betrifft eine See-Anemone, also einen einzelnen lebenden (nicht Kolonie bildenden) Polypen. Im August 1828 nahm der englische Zoologe Dalyell eine *Actinia mesembryanthemum* aus dem Meer und setzte sie in ein Aquarium¹⁾. Sie war damals schon ein sehr schönes, wenn auch nicht grade eines der grössten Exemplare und musste nach Vergleichung mit andern aus dem Ei gezogenen Individuen wenigstens 7 Jahre alt sein. Im Jahre 1848 war sie etwa 30 Jahre alt und hatte in den 20 Jahren ihrer Gefangenschaft 334 Junge hervorgebracht. Diese Actinie lebt heute noch, wie mir Professor Dohrn in Neapel mittheilte und wird im botanischen Garten von Edinburg den Besuchern als Merkwürdigkeit vorgezeigt. Sie hat demnach bis jetzt schon ein Alter von etwa 63 Jahren erreicht²⁾.

5. Lebensdauer der einheimischen Mollusken.

Ueber die einheimischen Schnecken und Muscheln verdanke ich dem vortrefflichen Beobachter unserer Mollusken, Herrn Clessin, werthvolle briefliche Notizen. Ich konnte sie im Text nicht verwerthen, da dazu eine Menge von Einzelheiten der biologischen Verhältnisse bekannt sein müssten, die vorläufig noch durchaus fehlen oder die wenigstens nur bruchstückweise bekannt sind. Ueber die Zerstörungsziffer der Brut ist hier wohl Nichts ermittelt und selbst die Anzahl der jährlich producirten Eier ist nur für einzelne Arten bekannt. Dennoch möchte ich hier die sehr interessanten Mittheilungen von Herrn Clessin folgen lassen, als ersten Anfang zu einer Alters-Statistik der Mollusken.

¹⁾ Dalyell, „Rare and remarkable Animals of Scotland.“ Vol. II, p. 203. London 1848.

²⁾ Herr J. S. Haldane war so freundlich, über den ferneren Lebenslauf dieser Actinie zu berichten. Sie starb eines natürlichen Todes am 4. August 1887, nachdem man sie schon seit einigen Monaten allmählig schwächer werden gesehen hatte. Sie hatte seit 1828 in demselben kleinen Glas gelebt, in welches sie Dalyell gesetzt hatte. Sie muss mindestens 66 Jahre alt gewesen sein, als sie starb.

1) „Vitrinen sind einjährig; im Frühjahr sterben die alten Thiere ab, nachdem sie ihren Laich abgesetzt haben, aus dem sich junge Thiere entwickeln, die bis zum nächsten Frühjahr ausgewachsen sind.“

2) „Die Succineen sind meist zweijährig, *Succinea putris* vielleicht dreijährig. Die Begattungszeit fällt in den Juni bis Anfang August, die Jungen entwickeln sich bis zum Herbst. *Succinea Pfeifferi* und *elegans* überwintern und markiren dies durch deutlichen Jahresabsatz. Im nächsten Jahr sorgen sie im Juli und August für die Nachkommenschaft und sterben dann im Herbst ab, bis wohin sie ausgewachsen sind.“

3) „Unsere einheimischen Pupa-, *Bulimus*- und *Clausilia*-Arten haben mit Ausnahme von *Bulimus detritus* nur wenig deutliche Jahresabsätze; die Thiere brauchen aber kaum mehr als 2 Jahre zur völligen Entwicklung. Bei der grossen Zahl vollendeter Gehäuse lebender Thiere dieser Gattungen, die gegen die unvollendeten stets stark vorwiegen, scheint es nur wahrscheinlich, dass die Thiere dieser Gattungen länger in vollendetem Zustand existiren als unsere übrigen Heliceen. Ich habe immer wenigstens zwei Drittel vollendete Gehäuse dieser langgewundenen Genera lebend getroffen, ein Verhältniss, das ich bei den grösseren Heliceen nie beobachtet habe; doch fehlt mir bezüglich dieser grösseren Lebensdauer im ausgewachsenen Zustand direkte Beobachtung.“

4) Die Heliceen (sensu strict.) sind 2—4jährig, *Helix sericea*, *hirnida* 2—3jährig, *H. hortensis*, *memoralis*, *arborum* 3jährig in der Regel, *H. pomatia* 4jährig. Die Begattung ist bei diesen Arten weniger an eng begrenzte Zeiten gebunden, sondern hat bei älteren Thieren schon im Frühjahr gleich nach Beendigung des Winterschlafs, bei 2jährigen auch später, bis zum Nachsommer, statt.

5) „Die Hyalineen sind wohl meist nur 2jährig, selten, selbst die grösseren Arten, vielleicht nur ausnahmsweise 3jährig; die kleinsten Hyalineen und Heliceen sind höchstens 2jährig. Die Vertheilung des Lebens ist von der Zeit der Begattung der Aeltern abhängig, also vorzugsweise davon, ob das junge Thier schon zeitig im Sommer, oder später im Herbst abgesetzt wurde und ob dessen erstjährige Entwicklung eine grössere oder geringere ist.“

6) „Die *Lymnaeus*-, *Planorbis*- und *Ancylus*-Arten sind 2—3jährige Thiere, d. h. sie sind in 2 oder 3 Jahren ausgewachsen; *Lymnaeus auricularis* ist meist 2jährig, *L. palustris* und *pereger* 2—3jährig. Letzteren habe ich sogar im Gebirge (bairische Alpen bei Oberstorf) sogar ausnahmsweise 4jährig

getroffen, d. h. mit drei deutlichen Jahresabsätzen, während Exemplare aus der Ebene immer nur zwei Absätze zeigten.“

7) „Die Paludineen sind 3—4jährig.“

8) „Die kleinen Bivalven, *Pisidium* und *Cyclas* erreichen wohl selten mehr, als ein 2jähriges Alter, die grossen Bivalven, die Najaden dagegen überschreiten häufig ein volles Decennium, ja ohne eine grössere Anzahl von Jahresringen (12—14) sind sie gar nicht ausgewachsen. Es ist möglich, dass die Beschaffenheit des Wohnorts auf die Dauer für diese Familie grossen Einfluss hat.“ „*Unio* und *Anodonta* werden im dritten bis fünften Jahre geschlechtsreif.“

Ueber die Lebensdauer der Meeres-Mollusken existiren meines Wissens nur wenige Angaben, und diese sind meist sehr unbestimmt. Die Riesenmuschel, *Tridacna gigas*, soll 60—100 Jahre alt werden¹⁾, Cephalopoden werden jedenfalls alle älter als ein Jahr, die meisten wohl älter als ein Jahrzehent, und die grossen Riesenexemplare, die zuweilen als „Seeschlange“ auftauchen, brauchen wohl viele Jahrzehente zur Erreichung einer so bedeutenden Körpergrösse. Für eine grosse Meeresschnecke, *Natica heros*, hat L. Agassiz durch Sortirung einer grossen Masse von Individuen nach der Grösse die Lebensdauer auf 30 Jahre bestimmt¹⁾.

Ueber die Lebensdauer von Ascidien bin ich in der Lage, eine auf der zoologischen Station in Neapel gemachte Beobachtung hier mittheilen zu können. Die schöne, weisse Seescheide, *Cionea intestinalis* hat sich in den dortigen Aquarien in grosser Masse angesiedelt, und Herr Professor Dohrn sagt mir, dass sie dort jährlich drei Generationen macht, so zwar, dass jedes Individuum nur etwa fünf Monate alt wird und dann, nachdem es sich fortgepflanzt hat, abstirbt. Aeussere Ursachen dieses raschen Absterbens sind nicht erkennbar.

Dass die Süsswasserformen der Mooskorallen oder Bryozoen einjährig sind, ist zwar bekannt, allein ob die ersten, im Frühjahr auftretenden Individuen eines Stöckchens den ganzen Sommer über am Leben bleiben, ist nicht bekannt; ebensowenig die Dauer der Einzelthiere bei den Meeres-Bryozoen.

Die hier mitgetheilten genauen Angaben von Clessin über Süsswasser-Mollusken ergeben im Allgemeinen überraschende Kürze

¹⁾ Bronn, Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Bd. III, p. 466, Leipzig.

der Lebensdauer. Nur solche Formen, die vermöge ihrer bedeutenderen Grösse mehrere Jahre nöthig haben, um geschlechtsreif zu werden, bringen es auf ein Jahrzehent oder drüber (*Unio*, *Anodonta*); selbst unsre grösste einheimische Schnecke, *Helix pomatia* lebt nur vier Jahre lang, und viele kleine Schneckenarten nur ein Jahr, oder, falls sie es in diesem noch nicht zur Geschlechtsreife bringen: zwei Jahre. Mir scheint dies zunächst darauf hinzuweisen, dass diese Mollusken einer grossen Zerstörung im erwachsenen Zustande ausgesetzt sind, mehr noch, oder doch ebenso sehr, als in der Jugend. Die Sache verhält sich, wie es scheint, hier umgekehrt, wie bei den Vögeln: die Fruchtbarkeit ist sehr gross (eine einzige Teichmuschel beherbergt mehrere 100,000 von Eiern), die Zerstörung der Brut im Verhältniss zur Zahl der producirten Keime bedeutend geringer; dadurch wird eine viel kürzere Lebensdauer des einzelnen, reifen Individuums möglich, und diese war wünschenswerth, weil die reifen Individuen einer starken Zerstörung ausgesetzt sind.

Das Letztere lässt sich freilich für jetzt nur ganz ungefähr andeuten, nicht aber mit irgend welcher Sicherheit nachweisen. Vielleicht spielt auch dabei weniger die Zerstörung des einzelnen reifen Thiers, als vielmehr die Zerstörung seiner Sexual-Drüsen eine Rolle; es ist jedem Zootomen bekannt, welche Verheerungen parasitische Würmer (*Trematoden*) in den innern Organen der Schnecken und Muscheln anrichten; die Eierstöcke der Letzteren bestehen häufig lediglich aus Schmarotzern, und solche Thiere sind dann fortpflanzungsunfähig. Uebrigens haben die Schnecken auf dem Lande und im Wasser auch zahlreiche Feinde, die ihr Leben zerstören (im Wasser Fische, Frösche und Tritonen, Enten und andere Wasservögel — auf dem Lande verschiedene Vögel, die Igel, Kröten u. s. w.).

Wenn die hier angedeuteten Grundsätze in ihrer Anwendung auf die Süsswasser-Mollusken richtig sind, dann würde man weiter schliessen dürfen, dass Schnecken, die nur ein Jahr im reifen (fortpflanzungsfähigen) Alter ausdauern, einer grösseren Zerstörung durch Feinde und andere ungünstige Verhältnisse ausgesetzt sind, als solche, die zwei oder drei Jahre im reifen Zustand ausdauern — oder aber, was ebensogut möglich wäre, dass die Letzteren eine stärkere Zerstörung der Brut auszuhalten haben.

6. Ungleiche Lebensdauer der beiden Geschlechter.

Bei Insekten ist dieselbe nicht so selten; so leben die Männchen jener merkwürdigen kleinen Bienen-Schmarotzer, der

Strepsipteren oder Fächerflügler, nur 2—3 Stunden im reifen Zustand, während ihre flügellosen, madenartigen Weibchen erst nach 8 Tagen absterben; das Weibchen lebt also hier etwa 64 Mal so lang als das Männchen. Auch die Erklärung dieses Verhältnisses liegt auf der Hand, denn ein längeres Leben der Männchen würde nutzlos für die Art sein, während die Weibchen lebendige Junge hervorbringen und erst ihre Brut zur Reife bringen müssen, ehe sie für die Art überflüssig werden.

Auch bei der *Reblaus* (*Phylloxera vastatrix*) leben die Männchen viel kürzer als die Weibchen; sie entbehren nicht nur des Saugrüssels, sondern auch des Darms, können sich also nicht ernähren, vollziehen kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen die Begattung und sterben dann ab.

Die Insekten sind auch nicht die einzigen Thiere, bei welchen den beiden Geschlechtern ungleiche Lebensdauer zu Theil geworden ist. Man hat nur diesem Verhältniss bisher wenig Aufmerksamkeit geschenkt und besitzt daher keine positiven Angaben über die Lebensdauer; allein sie lässt sich in einigen Fällen aus dem anatomischen Bau oder der Entwicklungsweise erschliessen. So besitzen die Männchen der Räderthiere sammt und sonders weder Mund noch Magen oder Darm, sie können sich somit nicht ernähren und werden ohne Zweifel sehr viel kürzer leben als ihre Weibchen, welche mit vollständigem Verdauungsapparat ausgerüstet sind. Auch die zwerghaften Männchen mancher parasitisch lebenden Copepoden (niedere Kruster) und die sogenannten „complementären Männchen“ der Cirripeden oder Rankenfüsser sind darmlos und müssen viel kürzer leben als die Weibchen, und die Männchen der Entonisciden (der in grösseren Krebsen schmarotzenden Binnenasseln) können sich zwar ernähren, sterben aber nach der Begattung, während die Weibchen dann erst zur parasitären Lebensweise übergehen und noch lange leben und Eier produciren. Auch die zwerghaften Männchen eines Meereswurms, der *Bonellia viridis*, werden vermuthlich um Jahre kürzer leben, als ihre hundert Mal grösseren Weibchen, obwohl sie einen, wenn auch mundlosen Darmkanal besitzen, und diese Beispiele lassen sich sicherlich aus der vorhandenen Litteratur noch bedeutend vermehren.

In den meisten Fällen sind es die Weibchen, welche länger leben, und dies bedarf keiner besondern Erklärung; allein der umgekehrte Fall ist ebenfalls denkbar, wenn nämlich die Weibchen bedeutend seltner sind und die Männchen viel Zeit mit ihrer Aufsuchung verlieren müssen. Der oben erwähnte Fall von *Aglaia Tau* gehört vielleicht hierher.

Ob nun eine Verlängerung der Dauer des einen oder eine Verkürzung der des andern Geschlechtes anzunehmen ist, wird nicht immer mit Sicherheit zu entscheiden sein. Dass aber Beides vorkommen kann, lässt sich allerdings erweisen.

So handelt es sich bei den Bienen und Ameisen ohne Zweifel um eine Verlängerung des Lebens der Weibchen, wie daraus hervorgeht, dass die muthmaasslichen Vorfahren der Bienen, die Pflanzenwespen, in beiden Geschlechtern nur einige Wochen leben; bei den Fächerflüglern aber ist die kurze Dauer der Männchen das Secundäre, Erworbene, da sie überhaupt nur hier und da bei den Insekten vorkommt.

7. Bienen.

Ob die Arbeiterinnen der Bienen ebenso lange leben können, falls sie künstlich vor den Gefahren bewahrt werden, denen sie beim freien Leben meist schon nach wenigen Monaten zum Opfer fallen, ist durch Versuche noch nicht festgestellt; doch möchte ich es vermuthen, einmal weil es bei den Ameisen so ist, und dann, weil die Eigenschaft der Langlebigkeit offenbar schon im Ei latent enthalten sein muss. Die Eier, aus welchen Königinnen kommen, und diejenigen, aus welchen Arbeiterinnen kommen, sind aber bekanntlich identisch, und nur Verschiedenheiten in der Ernährung der Larven bedingen die Entwicklung zur Königin oder Arbeiterin.

8. Tod der Zellen im höheren Organismus.

Dass der Eintritt des „normalen“ Todes und die Nothwendigkeit desselben auf einer allmählig eintretenden Abnützung durch die Funktionirung beruhe, ist schon oft ausgesprochen worden. So sagt Bertin¹⁾ in Bezug auf das thierische Leben: „l'observation des faits y attache l'idée d'une terminaison fatale, bien que la raison ne découvre nullement les motifs de cette nécessité. Chez les êtres qui font partie du règne animal l'exercice même de la rénovation moléculaire finit par user le principe qui l'entretient sans doute parceque le travail d'échange ne s'accomplissant pas avec une perfection mathématique, il s'établit dans la figure, comme dans la substance de l'être vivant une déviation insensible, et qui l'accumulation des écarts finit par amener un type chimique ou morphologique incompatible avec la persistance de ce travail.“

¹⁾ Siehe dessen Artikel „Mort“ in „Encyclop. scienc. méd.“ Vol. M., p. 520.

Hierbei ist der Ersatz der verbrauchten Gewebs-Elemente durch neue gar nicht in Betracht gezogen; es wird vielmehr versucht, plausibel zu machen, dass die Funktion des Ganzen nothwendig Abnutzung im Gefolge haben müsse. Es fragt sich aber wohl zunächst, ob nicht der Untergang des Ganzen darauf beruht, dass die einzelnen histologischen Elemente, die Zellen, sich durch ihre Funktionirung abnützen. Dies räumt auch Bertin ein, wie denn überhaupt die Idee eines Zellenwechsels der Gewebe immer mehr zur Anerkennung gelangt. Wenn man nun aber auch zugeben muss, dass bei den vielzelligen Thieren eine Abnutzung ihrer histologischen Elemente thatsächlich stattfindet, so ist doch damit noch nicht bewiesen, dass und warum dieselbe stattfinden muss der Natur der Zelle und der Lebens-Vorgänge nach; es erhebt sich vielmehr sofort die Frage: wie kommt es, dass die Gewebszellen der höheren Thiere sich durch ihre Funktionirung abnutzen, während doch die Zellen, so lange sie freilebende, selbständige Organismen waren, die Fähigkeit ewiger Dauer in sich trugen? warum können nicht auch die Gewebszellen das durch den Stoffwechsel momentan gestörte Gleichgewicht der Kräfte immer wieder von Neuem herstellen, so dass also dieselbe Zelle fort und fort funktioniren, d. h. leben kann, ohne sich in ihren Eigenschaften zu verändern. Ich habe diesen Punkt im Texte der gebotenen Kürze halber nicht berührt, er ist aber offenbar von Wichtigkeit und bedarf einer Besprechung.

Zunächst scheint mir aus der ewigen Dauer einzelliger Wesen soviel mit Sicherheit hervorzugehen, dass die Abnutzung der Gewebezellen eine sekundär erworbene Einrichtung ist, dass der Tod der Zelle so gut als der Tod überhaupt erst mit den complicirten höheren Organismen eingeführt worden ist. Er beruht somit nicht auf der eigentlichen Natur der Zelle als Ur-Organismus, sondern auf einer Anpassung derselben an die neuen Verhältnisse, in welche die Zelle gerieth, als sie mit vielen andern zusammen zu einem höheren Organismus, einem Zellenstaat, zusammentrat. Ein Zellenwechsel der Gewebe muss vortheilhafter für die Funktionirung des ganzen Organismus gewesen sein, als die unausgesetzte Funktionirung derselben Zellen, indem die Leistungen der einzelnen Zellen dadurch höher gesteigert werden konnten. Zum Theil lässt sich dies auch jetzt schon ganz bestimmt fassen, denn viele Drüsensekrete z. B. sind ja Nichts als aufgelöste Zellen des Organismus. Diese müssen also absterben und sich loslösen vom Organismus, falls das Sekret überhaupt zu Stande kommen soll. In vielen andern Fällen ist

die Sache noch dunkel und harrt der Untersuchungen der Physiologie. Man kann einstweilen auf die Folgen des Wachsthum hinweisen, welches nothwendig mit der massenhaften Bildung neuer Zellen verbunden ist, durch welches allein also schon stets dem Organismus gewissermaassen die Wahl zwischen den alten, bisher funktionirenden und den neuen, sich zwischen sie einschiebenden Zellen gelassen wird. Der Organismus konnte es deshalb — bildlich gesprochen — wagen, verschiedenen specifischen Gewebszellen eine stärkere Leistung zuzumuthen, als sich mit ihrem eignen Fortleben, ihrer eignen Integrität vertrug; die Vorthelle, welche dadurch dem Ganzen erwachsen, überwogen die Nachtheile des Untergangs der einzelnen Zellen. Grade die aus Zellendetritus bestehenden Drüsensekrete beweisen, dass den Zellen des complicirten Organismus zum Theil Funktionen übertragen sind, die nothwendig mit ihrer Auflösung und ihrem Austritt aus dem lebendigen Zellverband des Körpers verbunden sind. Ganz ebenso steht es ja nachweislich mit den Blutzellen, deren Funktion es mit sich bringt, dass sie vollständig aufgelöst werden. So ist es denn auch nicht nur denkbar, sondern sehr wahrscheinlich, dass viele andere Funktionen der höheren Organismen ebenfalls zur Zerstörung ihrer Träger führen, nicht deshalb, weil die lebendige Zelle durch den Lebensprocess selbst nothwendig abgenutzt und dem Tode zugeführt wird, sondern weil die specifischen Funktionen, welche grade diese Zellen im Haushalt des Zellenstaates übernommen haben, zu ihrer Auflösung führen müssen. Dass aber solche mit dem Opfer einer grossen Zahl von Zellen verbundenen Funktionen überhaupt in den Organismus eingeführt werden konnten, beruht lediglich auf der Möglichkeit des Ersatzes durch neuentstandene Zellen, also auf der Fortpflanzung der Zellen.

A priori lässt sich die Möglichkeit nicht bestreiten, dass es auch Gewebe gebe, deren Zellen durch ihre Funktionen nicht abgenutzt würden; es ist aber wohl sehr unwahrscheinlich, wenn man bedenkt, dass alle specifischen Gewebszellen ihre Constitution einer einseitigen und sehr weit gehenden Arbeitstheilung verdanken, dass sie also viele Eigenschaften des einzelligen, auf sich selbst beruhenden Organismus längst verloren haben. Jedenfalls kennen wir eine potentia vorhandene Unsterblichkeit der Zelle nur von

¹⁾ Auf welchem Wege die Arbeitstheilung der Zellen im höheren Organismus zu Stande kommt und durch welche mechanischen Vorgänge überhaupt die inneren Zweckmässigkeiten des Organismus entstehen, hat kürzlich Roux zu entwickeln versucht in seiner Schrift: „Der Kampf der Theile im Organismus.“ Jena 1881.

den selbstständigen einzelligen Wesen, und nur diese müssen ihrer Natur nach so constituiert sein, dass sie sich stets wieder von Neuem in integrum restituieren.

Fände im höhern Organismus kein Zellersatz statt, so könnte man versucht sein, den Tod desselben direkt aus der Arbeitstheilung seiner Zellen herzuleiten und zu sagen, die specifischen Gewebszellen haben die der selbstständigen Urzelle zukommende Fähigkeit zu ewiger Dauer verloren eben durch die einseitige Ausbildung ihrer Thätigkeit; sie können nur eine gewisse Zeit lang funktioniren, dann sterben sie ab und mit ihnen der Organismus, dessen Leben durch ihre Thätigkeit bedingt wird; je länger sie funktioniren, um so unvollkommener erfüllen sie die Lebenserscheinungen des Ganzen und rufen so die Involutionsercheinungen hervor. Da aber der Zellersatz für viele Gewebe (Drüsen, Blut u. s. w.) fest steht, so kann man auf diesem Wege niemals zu einer befriedigenden Erklärung des Todes gelangen, sondern muss eine Begrenztheit des Zellersatzes hinzunehmen. Eine Erklärung für diese aber kann — wie mir scheint — nur in den allgemeinen Beziehungen des einzelnen Individuums zur Art und zur Gesamtheit der äussern Lebensbedingungen gefunden werden, wie dies im Text versucht wurde.

9. Tod durch Katastrophe.

Das merkwürdigste Beispiel dieser Art, welches ich kenne, ist das der männlichen Bienen. Man hat schon lange gewusst, dass die Drohne bei der Begattung stirbt, glaubte aber, dass die Königin das Männchen todtbeisse. Neuere Beobachtungen haben ergeben, dass dem nicht so ist, sondern dass das Männchen während der Begattung plötzlich stirbt und dass die Königin nachher, um sich von der Last des Todten zu befreien, den Körper vom festsitzenden Penis abbeisst. Dieser Fall ist offenbar dem Tod durch plötzlichen Affekt einzureihen, denn auch bei künstlicher Erektion stirbt das Thier sofort. v. Berlepsch theilt darüber sehr interessante Beobachtungen mit. Er sagt: „Fasst man, wenn bei dem Befruchtungsausflug das Volk stark vorspielt, eine Drohne an den Flügeln, ohne einen sonstigen Körpertheil zu berühren und hält sie ganz frei in die Luft, so stülpt sich der Penis um und das Thier ist todt, regungslos und wie vom Schlag getroffen. Ganz dasselbe findet statt, wenn man zu solcher Zeit eine Drohne ganz leise auf dem Rücken berührt. Die Männchen befinden sich nämlich dann in einem so aufgeregten und reizbaren Zustande, dass bei nur einiger Musculation (?)

oder Berührung der Penis sofort sich umstülpend hervorspringt“¹⁾. Hier tritt also der Tod durch sog. „Nervenschlag“ ein. Bei den Hummeln verhält sich dies nicht so, das Männchen stirbt nicht bei der Begattung, „sondern zieht den Penis wieder hervor und fliegt davon“. Aber auch für die Bienenmännchen kann der Tod während der Begattung nicht als der normale Tod angesehen werden. Die Thiere können vielmehr vier Monate lang leben, wie der Versuch gezeigt hat²⁾. In der Regel leben sie freilich viel kürzer, da die Arbeiterinnen sie einige Zeit nach dem Hochzeitsflug der Königin zwar nicht — wie man früher annahm — direkt tödten, wohl aber vom Honig absperren und aus dem Stock hinausdrängen³⁾, wodurch sie dann verhungern.

Dass auch der plötzliche oder doch sehr rasch erfolgende Tod nach der Eiablage ein Tod durch Katastrophe genannt werden muss, beweist der Umstand, dass die Weibchen gewisser Psychiden-Arten, wenn sie sich geschlechtlich fortpflanzen, mehrere Tage ja bis über eine Woche auf das Männchen lebend ausharren können, nach erfolgter Begattung aber die Eier ablegen und sterben, während parthenogenetische Weibchen derselben Art sofort nach dem Abstreifen der Puppenhülle die Eier ablegen und sterben. Die Ersteren leben mehrere Tage, die Letzteren nicht über 24 Stunden. „Die parthenogenetische Form von *Solenobia triquetrella* legt bald nach dem Ausschlüpfen ihre gesammten Eier in den verlassnen Sack, fällt dann ganz eingeschrumpft von demselben herab und ist nach einigen Stunden todt.“

(Nach brieflicher Mittheilung von Herrn Hofrath Dr. Speyer in Rhoden.)

10. Vermischungs-Rotation bei Theilung einzelliger Organismen.

Siehe: August Gruber, „Der Theilungsvorgang bei *Euglypha alveolata*“ und Derselbe, „Die Theilung der monothalamen Rhizopoden“, Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XXXV und XXXVI, p. 104 (1881). Bei den Amöben ist die Theilung ganz gleichmässig, so dass von Mutter und Tochter dabei nicht die Rede sein kann. Bei *Euglypha* und Verwandten bedingt die Schale einen Unterschied zwischen den beiden Theilhälften, so dass man hier das junge vom alten Thier unterscheiden kann.

¹⁾ v. Berlepsch, „Die Biene und ihre Zucht“ etc.

²⁾ Oken, Isis 1844, p. 506.

³⁾ v. Berlepsch a. a. O. p. 165.

Das ursprüngliche Thier bildet nämlich in seinem Innern die Schalstücke für das Tochterthier. Diese werden vom Protoplasma aus der alten Schale hinausbefördert und lagern sich dort der Oberfläche des zur Abschnürung bereiten Protoplasma - Körpers des Tochterthiers auf, ordnen sich und wachsen zur neuen Schale zusammen. Die Theilung des Kerns folgt hier der Theilung des Protoplasmas nach, so dass einige Zeit hindurch das Tochterthier noch ohne Kern ist. Obgleich man nun bei dieser Art das Tochterthier auch nach seiner völligen Trennung vom Mutterthier ganz wohl an seiner jüngeren helleren Schale erkennen kann, so kann doch nicht angenommen werden, dass die Eigenschaften der beiden Thiere selbst irgendwie verschieden seien, denn unmittelbar vor der Trennung beider Individuen findet die im Texte erwähnte Rotation des Protoplasmas durch beide Schalen hindurch statt, also eine vollständige Vermischung der Leibessubstanz.

Bei der Quertheilung von Infusorien ist der Unterschied der beiden Theilhälften noch grösser, da auf der vorderen der After neu gebildet werden muss, auf der hinteren der Mund etc. Ob hier irgend Etwas wie die Rotation des Protoplasmas von *Euglypha* vorkommt, ist nicht bekannt. Sollte dies aber auch nicht der Fall sein, so ist damit doch durchaus noch kein Grund dazu gegeben, den beiden Theilhälften eine verschiedene Dauerfähigkeit zuzusprechen.

Theoretisch bedeutsam scheint mir der Theilungsprocess der Diatomeen zu sein, insofern hier, wie bei den oben erwähnten Monothalamien (*Euglypha* etc.) die neue Kieselschale im Innern des primären Bion sich anlegt, aber dann nicht wie dort nur für die eine Theilhälfte, sondern für beide verwandt wird (siehe: v. Heusen, Physiologie d. Zeugung p. 152); vergleicht man die Diatomeenschale einer Schachtel, so bilden die zwei Hälften der alten Schale die beiden Deckel für die Theilhälften, während die Schachteln selbst neugebildet werden. Hier tritt uns also auch in Bezug auf die Schalen eine völlige Gleichheit der Theilungshälften entgegen.

11. Regeneration.

In jüngster Zeit sind auf Anregung einer Würzburger Preisfrage mehrere Untersuchungsreihen über Regenerationsfähigkeit verschiedener Thiere angestellt worden, die die Angaben älterer Forscher, wie die Spallanzani's, wenigstens in den Hauptpunkten bestätigt haben. So hat Carrière gezeigt, dass bei Landschnecken nicht nur Fühler und Augen, sondern auch ein

Theil des Kopfes wieder von Neuem gebildet wird, wenn er abgeschnitten worden war, wenn sich ihm freilich auch die alte Angabe Spallanzani's und Andrer, dass der ganze Kopf sammt Nervencentren sich wieder ersetze, als ein Irrthum erwiesen hat. Siehe J. Carrière, „Ueber Regeneration bei Landpulmonaten“: Tagebl. der 52. Versammlg. deutsch. Naturf. p. 225—226.

12. Lebensdauer der Pflanzen.

Der Titel der im Text erwähnten Schrift über diesen Gegenstand lautet: F. Hildebrand, „Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen, ihre Ursache und ihre Entwicklung“. Engler's botanische Jahrbücher, Bd. II, 1. und 2. Heft. Leipzig 1881.



UEBER DIE
V E R E R B U N G.

EIN VORTRAG.

JENA 1883.

VORWORT.

Der vorliegende Vortrag wurde bei der öffentlichen Feier der Uebergabe des Prorectorates in der Aula der Universität Freiburg am 21. Juni 1883 gehalten und erschien zum ersten Mal im Druck Ende August. Da er indessen in dieser Ausgabe nur in wenigen Exemplaren in den Buchhandel gelangen konnte, so erscheint er hier in zweitem Abdruck, der sich vom ersten durch einige nicht unwesentliche Verbesserungen und Zusätze unterscheidet.

Der Titel bedarf einer Erläuterung. Nicht das ganze Problem der Vererbung soll hier behandelt werden, sondern blos eine bestimmte Seite desselben: die bisher angenommene Vererbung erworbener Eigenschaften. Dabei war es denn freilich nicht zu vermeiden, auf die Grundlage aller Vererbungserscheinungen zurückzugehen und den Stoff zu bestimmen, an welchen dieselben gebunden sein müssen. Meiner Ansicht nach kann dies nur die Substanz der Keimzellen sein, und diese überträgt ihre Vererbungstendenzen von Geschlecht zu Geschlecht zunächst unverändert und unbeeinflusst von den Geschicken ihrer Träger, der Individuen. Wenn diese Anschauungen, wie sie in vorliegender Schrift mehr angedeutet als ausgeführt sind, zutreffen, dann werden auch unsere Vorstellungen über Artumwandlung einer eingreifenden Umgestaltung bedürfen, denn das ganze von Lamarck aufgestellte und auch von Darwin angenommene und vielfach benützte Moment der Umgestaltung durch Uebung kommt dann in Wegfall.

Es liegt in der Natur der vorliegenden Schrift, die eben ein Vortrag ist und keine Abhandlung, dass auch in dieser Richtung nur Andeutungen, nicht aber eine erschöpfende Darstellung gegeben

werden konnte. Ich habe auch darauf verzichtet, etwa in einem Anhang weitere Ausführungen zu geben, und zwar wesentlich deshalb, weil auch dies eine Umfassung des ganzen grossen Themas nicht möglich gemacht hätte, und weil ich ausserdem hoffe, an der Hand neuer Versuche und Beobachtungen auf diese Fragen in Zukunft zurückzukommen.

Es war mir sehr erfreulich, inzwischen zu sehen, dass ein so bedeutender Forscher, wie Pflüger¹⁾, von ganz andrer Seite her zu derselben Ansicht gelangt ist, welche die Grundlage der hier entwickelten Gedanken bildet, dass nämlich die Vererbung auf der Continuität der Keimmoleküle durch die Generationen hindurch beruht.

¹⁾ Pflüger, „Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo.“ Arch. f. Physiol. Bd. XXXII, p. 68, 1883.

Der Verfasser.



Hochansehnliche Versammlung!

Nach überkommenem Brauch hat der Prorector sein Amt mit einer Rede anzutreten, deren Thema seiner freien Wahl überlassen ist. Ich möchte mir heute erlauben, Ihnen meine Ansichten über ein Problem darzulegen von allgemein biologischer Natur, über das Problem der Vererbung. Von der Vererbung möchte ich reden, diesem Grundpfeiler alles Beharrungsvermögens der organischen Formen, dem unbefangenen Laien so selbstverständlich und keiner besonderen Erklärung bedürftig, der Reflexion so verwirrend durch die unendliche Mannigfaltigkeit ihrer Aeusserungen, und so räthselvoll ihrem eigentlichen Wesen nach. Sagte doch noch kürzlich ein ausgezeichneter Physiologe¹⁾: „So viele Hände auch immer geschäftig gewesen sind, die Siegel zu lösen, welche die Theorie der Vererbung unserer Einsicht verschliessen, der Erfolg ihrer Arbeit war ein geringer, und mit einem gewissen Recht sieht man nachgerade mit nur wenig Hoffnungen neuen Arbeiten in dieser Richtung entgegen. Dennoch muss von Zeit zu Zeit untersucht werden, wie weit man zu kommen vermag.“

Gewiss muss dies immer wieder von Neuem versucht

¹⁾ Victor Hensen in seiner „Physiologie der Zeugung“, Leipzig 1881, p. 216.

werden, denn wir haben es hier nicht mit Erscheinungen zu thun, welche ihrer Natur nach dem Menschen unergründlich bleiben müssen, vielmehr ist es nur die grosse Verwicklung der Erscheinungen, welche bisher nicht überwunden werden konnte, und wir sind auf diesem Gebiete sicherlich noch lange nicht an den Grenzen der möglichen Erfahrung angelangt.

Die Vererbung hat in dieser Hinsicht einige Aehnlichkeit mit gewissen anatomisch-physiologischen Problemen, z. B. dem vom Bau und der Funktion des menschlichen Gehirns. Der Bau desselben mit seinen Millionen Fasern und Nervenzellen ist so ausserordentlich complicirt, dass man verzweifeln möchte, ihn jemals vollständig zu überblicken, obwohl jede einzelne Faser ganz wohl zur Ansicht gebracht, nicht selten auch in ihrem Zusammenhang mit der nächsten Nervenzelle aufgezeigt werden kann, obwohl auch die Funktion — soweit uns überhaupt eine Einsicht in dieselbe möglich ist — schon für manche Gruppen von Nervelementen nachgewiesen werden konnte. Aber die zahlreichen Verflechtungen von Zellen und Fasern scheint unentwirrbar, und das Eindringen bis in die Funktion jedes einzelnen Elementes ausserhalb jeder Möglichkeit. Dennoch hat man jetzt mit der Entwirrung dieses gordischen Knotens nicht ohne Erfolg begonnen, und es lässt sich nicht darüber absprechen, wie weit es menschlicher Ausdauer möglich sein wird, in den Gehirnmechanismus einzudringen und aus den unzähligen Einzelheiten ein Gesamtbild und ein allgemeines Princip abzuleiten. Sicherlich wird aber diese Arbeit ganz erheblich gefördert werden, wenn man gleichzeitig bemüht ist, tiefer in den Bau und die Thätigkeit der niedersten Formen des Nervensystems einzudringen, wie solche bei Polypen und Quallen, dann bei Würmern und Gliederthieren vorliegen. Ganz ebenso wird man, glaube ich, auch die Hoffnung nicht aufgeben dürfen, zu einer befriedigenden Erkenntniss der Vererbungsvorgänge zu gelangen, wenn man nicht nur die bei den höchsten Thieren auftretenden

verwickeltsten Formen derselben in's Auge fasst, sondern die niedersten und einfachsten mit in Rechnung zieht.

Was man im Allgemeinen unter Vererbung versteht, ist bekannt genug; es ist die Eigenthümlichkeit aller Organismen, ihr eigenes Wesen auf die Nachkommen zu übertragen; aus dem Ei eines Adlers kommt wieder ein Adler, und zwar ein Adler derselben Art, und nicht nur der allgemeine Typus, zoologisch gesprochen der Species-Charakter wird auf die folgende Generation übertragen, sondern auch die individuellen Eigenthümlichkeiten; die Kinder gleichen den Aeltern, nicht nur bei den Menschen, sondern auch bei den Thieren, wie wir schon aus Jakobs Züchtungsversuche mit Labans weissen und gescheckten Lämmern her wissen.

Worauf aber beruht diese allgemeine Eigenthümlichkeit der Organismen?

Häckel wohl zuerst hat die Fortpflanzung ein Wachstum über das Maass des Individuums hinaus genannt, und die Vererbung dann dadurch begreiflicher zu machen gesucht, dass er sie als einfache Fortsetzung des Wachstums auffasste. Man könnte dies leicht für ein blosses Spielen mit Worten halten, allein es enthält mehr; ja richtig gewendet zeigt diese Auffassung den einzigen Weg, der zum Verständniss führen kann, wie mir scheint.

Einzellige Organismen, Wurzelfüusser, Infusorien, vermehren sich durch Theilung, sie wachsen heran bis zu einer gewissen Grösse und spalten sich dann in zwei Hälften, die sich nicht nur in Grösse, sondern auch in Beschaffenheit vollständig gleichen, und von deren keiner man sagen kann, sie sei die jüngere oder ältere. Solche Organismen besitzen in gewissem Sinn die von ihren höchstorganisirten Brüdern so sehnüchtig gewünschte Unsterblichkeit, sie können zwar wohl vernichtet werden, aber wenn sie ein günstiges Geschick vor gewaltsamem Tode schützt, so leben sie fort und fort, und müssen nur von Zeit zu Zeit ihre allzusehr anschwellende Körpermasse durch Zweitheilung auf ein geringeres Maass herabsetzen. Alle Individuen solcher einzelligen Arten, welche

heute auf der Erde leben, sind somit weit älter als das Geschlecht der Menschen zusammengenommen, sie sind nahezu so alt, als das Leben auf der Erde selbst ist.

Bei solchen einzelligen Organismen begreifen wir also bis zu einem gewissen Grad, warum der Spross dem Vorfahren ähnlich ist, er ist eben ein Stück von ihm. Die Frage freilich, warum das Stück dem Ganzen ähnlich sein muss, führt auf ein neues Problem, das der Assimilation, welches ebenfalls noch seiner Lösung harret. Doch steht wenigstens die Thatsache unzweifelhaft fest, dass die Organismen die Fähigkeit besitzen, gewisse fremde Stoffe, allgemein gesprochen: Nahrung, in sich derart aufzunehmen, dass sie sie in ihre eigene Leibessubstanz umwandeln.

Die Vererbung beruht bei diesen einzelligen Organismen auf der Continuität des Individuums, dessen Leibessubstanz sich fort und fort durch Assimilation vermehrt.

Wie aber steht es mit den vielzelligen Organismen, welche sich nicht durch einfache Theilung fortpflanzen, bei denen sich nicht die Qualität der gesamten Körpermasse von dem Erzeuger auf den Spross überträgt?

Bei allen vielzelligen Thieren bildet die sexuelle Fortpflanzung die Grundlage ihrer Vermehrung, nirgends fehlt sie ganz, und bei der Mehrzahl ist sie die einzige Art der Vermehrung. Hier ist nun die Fortpflanzung an bestimmte Zellen gebunden, die man als Keimzellen den Zellen, welche den Körper selbst bilden, gegenüber stellen kann und wohl auch muss, denn sie spielen eine total verschiedene Rolle wie jene. Sie sind bedeutungslos für das Leben ihres Trägers¹⁾, aber sie allein erhalten die Art, denn eine jede von ihnen vermag sich unter gewissen Umständen wiederum zu einem vollständigen Organismus zu entwickeln von der gleichen Art, wie der älterliche, mit allen möglichen individuellen Eigenheiten desselben mehr oder

¹⁾ d. h. für die Erhaltung des Lebens.

minder ausgestattet. Wie geschieht nun hier die Uebertragung der älterlichen Eigenschaften auf die Nachkommen, wie kommt die eine Keimzelle dazu, den ganzen Körper mit allen seinen Einzelheiten reproduciren zu können?

Wenn es dabei nur auf die Continuität der Substanz der Keimzelle von einer zur andern Generation ankäme, so wäre leicht geholfen, denn diese lässt sich in einzelnen Fällen nachweisen, in allen sehr wahrscheinlich machen. Bei gewissen Insekten beginnt die Entwicklung des Eies zum Embryo — der sog. Furchungsprocess des Eies — damit, dass ein Paar kleine Zellen sich von der Hauptmasse des Eies abschnüren, und diese sind die Keimzellen, die später in das Innere des sich formenden Thieres aufgenommen zu den Fortpflanzungs-Organen desselben werden; bei gewissen kleinen Krebschen unserer Süßwässer (Daphnoiden) trennen sich die Keimzellen zwar nicht am Beginn des Furchungsprocesses, aber sehr frühe schon während desselben, wenn das Ei sich noch nicht in mehr als dreissig Zellen zerklüftet hat, und auch hier bilden sie später die Keimstöcke des Thieres. Bei Sagitta, einem schwimmenden Wurm des Meeres, fällt die Trennung der Keimzellen von den Zellen des Körpers noch später, in die Zeit nach Vollendung der Furchung, und bei den Wirbelthieren geschieht diese Abspaltung erst, nachdem der Embryo in seiner ganzen Form bereits angelegt ist. Da nun — wie ihre Entwicklung beweist — ein tiefer Gegensatz besteht zwischen der Substanz oder dem Plasma der unsterblichen Keimzellen und der vergänglichen Körperzellen, so werden wir diese Thatsachen nicht anders auslegen können, als dahin, dass in der Keimzelle beiderlei Plasma-Arten potentia enthalten sind, die sich nun nach dem Eintritt der embryonalen Entwicklung früher oder später in Form gesonderter Zellen von einander trennen.

Für die Vererbungsfrage macht es offenbar keinen Unterschied, ob diese Trennung früher oder später geschieht, insofern die Constitution der Moleküle des Keim-Plasma's schon

vor Beginn der Entwicklung festgestellt war. Wie wir allen Plasma-Molekülen die Fähigkeit zu wachsen, d. h. Nahrungsstoffe zu assimiliren und sich durch Theilung zu vermehren, theoretisch zuerkennen müssen, wollen wir anders das Wachsthum und die Vermehrung der Zellen begreifen, so werden auch die Moleküle des Keim-Plasma's unter günstigen Ernährungsbedingungen wachsen und sich vermehren können, ohne dass aber dadurch schon ihr Wesen geändert, ohne dass also dadurch die Vererbungstendenzen, deren Träger sie sind, geändert würden. Es wäre deshalb ganz wohl denkbar, dass die Keimzellen sich noch viel später erst von den Körperzellen trennten, als in den eben angedeuteten Beispielen, und ich glaube in der That Fälle zu kennen¹⁾, in denen diese Trennung nicht nur bis nach der völligen Ausbildung des dem Keim entstammenden Thieres verschoben ist, sondern sogar noch einige ganze Generationen weiter bis in die Knospensprösslinge jenes ersten Individuums. Auch hier scheint mir kein Grund zu der Annahme vorzuliegen, dass die Vererbungstendenzen der Keim-Moleküle irgendwie verändert sein sollten durch den langen Aufschub ihrer Trennung von den somatischen Molekülen, und die Beobachtung bestätigt diese theoretische Folgerung, denn aus dem Ei der durch Knospung an einem Polypenstöckchen entstandenen Meduse wird zunächst nicht wieder eine Meduse, sondern ein Polyp. Die Keimplasma-Moleküle, welche vom Ei her zunächst in das Polypenstöckchen, dann in die Medusenknospe gelangten und dort erst sich von den Körperzellen sonderten und zu besonderen Keimzellen differenzirten, besitzen noch immer die Tendenz, einen Polypen aus sich zu entwickeln.

So haben wir denn also auch bei der Fortpflanzung der vielzelligen Wesen im Grunde den gleichen Process, wie bei der der einzelligen: eine fortgesetzte Theilung der Keimzelle, und der Unterschied liegt nur darin, dass

¹⁾ Vgl.: Weismann, „Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen“, Jena 1883.

hier die Keimzelle nicht schon das ganze Individuum ausmacht, sondern dass dieselbe umgeben wird von vielen, von Tausenden, ja von Millionen und Billionen von Körper-Zellen, deren Gesamtheit erst die höhere Einheit des Individuums bildet. So wird denn das oben aufgestellte Problem: wie kommt es, dass die eine Keimzelle die Anlage zu dem ganzen, so complicirt gebauten Individuum in sich enthält, dahin präcisirt werden müssen: wie kommt es, dass das Plasma der Keimzellen bei den höheren Thieren Körper-Plasma¹⁾ potentia enthält, und zwar solches von ganz specifischer Qualität?

Das Problem, welches diese Frage in sich birgt, tritt noch schärfer hervor, wenn man es auf einen der bestimmten vorliegenden Fälle anwendet, nämlich auf die Entstehung der vielzelligen Thiere aus den einzelligen. Dass Letztere aus den ersteren hervorgegangen sind, unterliegt keinem Zweifel, auch lässt sich das physiologische Princip angeben, nach welchem es geschehen ist: das Princip der Arbeitstheilung. Im Laufe der phyletischen Entwicklung der Organismenwelt muss zunächst der Fall eingetreten sein, dass mehrere einzellige, durch Theilung auseinander hervorgegangene Individuen sich nicht sofort trennten, sondern gemeinsam weiter lebten, zunächst noch als völlig gleichwerthige Elemente, von denen jedes alle thierischen Functionen, also auch die der Fortpflanzung, beibehielt. Solche völlig gleichartige Zellen-Colonien gibt es heute noch, wie die Häckel'sche Flimmerkugel, *Magosphaera planula*, beweist²⁾. In

¹⁾ Oder genauer: solches Plasma, welches sich zu den Körperzellen zu entwickeln fähig ist, denn vor Beginn der Entwicklung muss das Keimplasma einheitlich gedacht werden (siehe unten).

²⁾ Ob man die Flimmerkugel der *Magosphaera* als den „reifen“ Zustand der Art betrachten darf, ist freilich wohl zweifelhaft, aber es steht Nichts der Annahme im Wege, dass Arten gelebt haben, oder noch leben, bei denen die Flimmerkugel bis zur Encystirung, d. h. Fortpflanzung ihrer einzelnen Zellen, zusammenhält.

einer solchen Gemeinschaft bewirkte dann später Arbeitstheilung eine verschiedene Differenzirung der einzelnen Zellen, z. B. in der Weise, dass nur bestimmte Zellen noch die Ernährung (im weitesten Sinne) und die Ortsbewegung vermittelten, bestimmte andere Zellen ausschliesslich die Fortpflanzung. Es entstanden so Colonien, die aus Körperzellen und aus Keimzellen zusammengesetzt waren und bei denen wohl zuerst die Erscheinung des individuellen Todes sich einbürgerte, indem die Körperzellen nach gewisser Zeit zu Grunde gingen, während die Keimzellen allein die von den Protozoen ererbte Unsterblichkeit beibehielten. Wie soll es nun möglich sein, dass in einer solchen Colonie die eine Zellenart im Stande ist, durch Theilung immer wieder auch die andere hervorzubringen? sie brachte doch vor der Differenzirung der Colonie immer nur ihres Gleichen hervor, wie soll sie nun jetzt, nachdem sich das eine ihrer Theilprodukte in seiner Natur verändert hat, auch in ihrem eignen Wesen soweit verändert worden sein, dass sie nun ungleichartige Zellen aus sich hervorgehen lässt?

Zunächst bieten sich zwei Annahmen zur Lösung dieses Räthsels; man könnte zum alten, längst verabschiedeten *Nisus formativus* greifen, oder wie man es heute passender nennen kann, zu einer phyletischen Entwicklungskraft, welche bewirkt, dass die Organismen sich von Zeit zu Zeit in bestimmter Weise umwandeln, zu einer *vis a tergo*, einer zweckthätigen Kraft, welche ohne Beziehung zu den Lebensbedingungen der Organismen diese von Innen heraus zu immer neuen Umgestaltungen führt. Diese liesse indessen die zahllosen Anpassungen, die wir an jedem einzelnen Organismus bewundern, unerklärt, und könnte überhaupt nicht als eine wissenschaftliche Erklärung gelten.

Man könnte dann weiter die Annahme machen, dass die durch Anpassung an die Lebensbedingungen zu Körperzellen differenzirten zweiten Zellen der Colonie auf die andern, die Fortpflanzungszellen zurückwirkten, dass sie Theilchen an sie abgaben, welche ihre Natur soweit umgestalteten, dass sie bei

der folgenden Theilung sich in die verlangten ungleichen Hälften theilen müssten.

Auf den ersten Blick scheint diese Hypothese annehmbar. Dass Theilchen von den Körperzellen an die Keimzellen abgegeben werden, ist nicht nur denkbar, sondern es liegt in der Voraussetzung, welche ja eben die Ernährung der Keimzellen durch die Körperzellen setzte. Sieht man aber näher zu, so stösst man doch auf grosse Schwierigkeiten. Einmal kommt es — wie oben schon angedeutet wurde — niemals vor, dass bei der Ernährung die Moleküle einer fremden Individualität nur einfach den eigenen beigelegt werden¹⁾, sie werden vielmehr — soweit wir wissen — assimilirt, d. h. in die Moleküle des eigenen Zellkörpers umgewandelt. Aber gesetzt auch, es könnten von den wachsenden Körperzellen eine Anzahl ihrer eigenen Moleküle an die wachsenden Keimzellen abgegeben und in diesen unverändert deponirt werden, um bei der nächsten Theilung derselben als Körperzellen der folgenden Generation wieder abgetrennt zu werden, so ist damit doch nicht viel gewonnen. Denn wie sollte man sich die Sache denken, wenn die Colonie complicirter, wenn die Zahl der Körperzellen eine grössere würde, so dass sie die Keimzellen in mehreren, oder in vielen Schichten umgäben, und zugleich die weiter fortschreitende Arbeitstheilung eine ganze Anzahl verschiedenartiger Zellen und Gewebe hervorbrächte, die alle aus einer Keimzelle wieder hervorzugehen hätten? Jede von ihnen müsste dann also spezifische Moleküle an die Keimzelle abgeben, dabei wären aber offenbar diejenigen unter ihnen sehr im Vortheil, welche als unmittelbare Nachbarn an die Keimzelle anstiessen, den Andern gegenüber, welche sich in grösserer Entfernung befänden. Wenn nun dennoch eine jede der Letzteren ebensoviel²⁾ Moleküle jeder der Keimzellen

¹⁾ Oder bilden vielleicht die Ei-Nährzellen, wie sie bei vielen Thieren vorkommen, davon eine Ausnahme?

²⁾ Genauer: so viele Moleküle, als der Ziffer dieser Zellenart im fertigen Organismus entspräche.

zusenden sollte, so müssten wir eben von allen bekannten physikalischen und physiologischen Vorstellungen Abstand nehmen und uns auf Affinitäten jener Moleküle zu den Keimzellen berufen, von denen wir absolut Nichts wissen, und deren Entstehung und Regulirung — wenn wir selbst ihre Existenz zugeben wollten — gerade unter dieser Voraussetzung, dass die Differenzirung von der fertigen Colonie erworben wurde, ganz unverständlich bleibt. Zu ihrem geheimnissvollen Treiben müssten dann noch weitere unbekannte ordnende Kräfte hinzukommen, welche es mit sich brächten, dass diese in die Keimzelle eingewanderten Moleküle sich nun auch so zu einander ordneten, wie es der Reihenfolge ihrer späteren Lostrennung in Form selbstständiger Zellen entspräche. Kurz, wir bewegten uns hier in einem Dickicht unbegründbarer Hypothesen.

Bekanntlich hat Darwin zur Erklärung der Vererbungserscheinungen eine Hypothese aufgestellt, die mit der eben besprochenen ungefähr zusammenfällt. Man braucht bloß anstatt Moleküle „Keimchen“ zu sagen, so hat man den Grundgedanken der Darwin'schen Pangenesis. Theilchen von ausserordentlicher Kleinheit sollen von allen Zellen des Körpers zu jeder Zeit abgegeben werden und sich in den Keimzellen sammeln und ordnen, so dass also jede Abänderung, die der Organismus zu irgend einer Zeit seines Lebens eingeht, sich auf den Keim übertragen könnte¹⁾. Darwin glaubte so vor Allem die Vererbung erworbener Charaktere verständlich machen zu können, deren Annahme er für den Entwicklungsprocess der Arten für geboten hielt; übrigens bezeichnete er seine Hypothese selbst als eine provisorische, als den Ausdruck unseres augenblicklichen, aber keineswegs befriedigenden Wissens von diesen Vorgängen, nichts weniger als einen Abschluss desselben.

Es ist immer eine missliche Sache um die Annahme ganz

¹⁾ Siehe: Darwin, „Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication.“ Zweite deutsche Ausgabe, Stuttgart 1873, Bd. II, p. 405.

neuer Kräfte bloß zur Erklärung von Erscheinungen, die sich für's Erste aus den bekannten Kräften nicht ableiten lassen wollen, und es ist gewiss geboten, den Versuch zu machen, ob sich nicht doch ein anderer Weg der Erklärung finden lässt.

Ich glaube, dass dies in der That möglich ist, sobald wir annehmen, dass in wahren Sinne erworbene Abänderungen bei dem Entwicklungsgang der organischen Welt überhaupt nicht vorkommen, dass vielmehr alle Abänderungen aus primären Keimes-Abänderungen hervorgehen.

Bei dem vorhin angenommenen Beispiel der Colonie, deren Zellen sich zu Körper- und Keimzellen differenziren, ist nämlich offenbar noch eine dritte Annahme möglich; man kann sich vorstellen, dass die Differenzirung der Körperzellen nicht erst von ihnen selbst erworben ist, sondern dass sie vorbereitet wurde durch Veränderungen in der Molekularstruktur der Keimzelle, aus welcher die Colonie hervorging.

Wenn überhaupt die heute herrschende Vorstellung richtig ist, nach welcher der Wechsel der äusseren Bedingungen (im weitesten Sinn) in Verbindung mit Auslese dauernde Veränderungen an einem Organismus hervorrufen kann, dann muss dies ebensowohl für den einzelligen und den mehrzelligen, aber noch gleichartig zusammengesetzten, als für den eigentlichen Metazoen-Organismus gelten. Wenn nun jene hypothetische Colonie von gleichartigen Zellen aus irgend welchem äussern Grunde besser gediehe, wenn die in ihrer Keimzelle potentia gegebenen Molekül-Arten¹⁾ sich bei der Entwicklung der Colonie nicht wie bisher gleichmässig auf alle Theilhälften vertheilten, sondern ungleich, so würde dies also auf Grund der stets vorhandenen Variabilität geschehen können, und das Resultat würde sein, dass die Zellen der fertigen Colonie ungleich ausfielen, z. B. also so, wie oben

¹⁾ Den Ausdruck „Moleküle“ würde ich heute in diesem Sinne nicht mehr gebrauchen, sondern statt dessen „kleinste Lebenstheilchen“ sagen. W. 1892.

angenommen wurde. Wir hätten dann also eine ungleichartige Colonie, deren Zellen in statu nascenti schon ungleich waren, weil die Molekularordnung in der Keimzelle sich geändert hat. Es hindert auch Nichts an der Annahme, dass zugleich die Qualität eines Theils der Moleküle weiteren Veränderungen unterliege, denn Moleküle sind zusammengesetzter Natur und können sich spalten oder combiniren.

Wenn nun aber die Keimzelle sich so verändert hat, dass sie durch fortgesetzte Theilung eine heterogene Colonie hervorbringen muss, so muss dies auch die folgende Keimzellen-Generation genau in derselben Weise thun, da sie ja eben nur Stücke der früheren Keimzelle darstellt und aus demselben Protoplasma, demselben Keimplasma besteht, wie diese.

Es ist bei dieser Betrachtungsweise ganz gleichgültig, wie man sich die bei der Entwicklung hervortretende Differenzirung der Zellen in der Keimzelle *potentia* enthalten denkt, ob in einer veränderten Anordnung der Moleküle, oder in einer Veränderung in der chemischen Zusammensetzung derselben, oder schliesslich in Beidem, es kommt nur darauf an, dass die Veränderung von vornherein von der Keimzelle ausgegangen ist, ganz so, wie dies heute noch in der Ontogenese ganz allgemein der Fall ist. Niemand zweifelt daran, dass in der Keimzelle feinstem Bau die Ursache liegt, warum dieselbe diese oder jene Form der Furchung durchläuft, zu dieser oder jener Art schliesslich wird, und dass dabei die Verschiedenheit der Moleküle und ihre Anordnung zu bestimmten Gruppen eine Rolle spielt, das lässt sich ja bei solchen Arten beinahe direct wahrnehmen, deren erste Furchungskugel schon eine opace und eine lichte Hälfte aufweist, oder wie bei manchen Medusen eine feinkörnige Rinde und ein helles Mark, entsprechend dem Material der späteren Ektoderm- und Entoderm-Zellen. Was hier als Verschiedenheit hervortritt, ist freilich nur das Größte von der gewiss sehr complicirten Molekularstruktur solcher Zellen, aber es zeigt doch, dass wir uns auf dem rechten

Weg befinden, wenn wir alle im Laufe der Ontogenese eintretenden Differenzirungen von der chemischen und physikalischen Molekularstruktur der Keimzelle ¹⁾ abhängig denken.

In dem vorhin gewählten einfachsten Beispiel gingen aus der Furchung der Keimzelle nur zweierlei Zellen hervor: Körperzellen und Keimzellen, und Letztere müssen genau dieselbe Molekularstruktur besitzen, wie die Mutter-Keimzelle, und dann auch genau wieder dieselbe Entwicklung durchmachen, wie jene. Es liegt auf der Hand, dass man sich nun den Differenzirungs-Process des vielzelligen Thierleibs auf dieselbe Weise weiter fortschreitend denken kann, wie er begonnen hat. Variationen in der Molekularstruktur der Keimzellen werden bei jeder Art stets vorkommen und müssen durch Selection gesteigert und fixirt werden können, wenn ihre Resultate, d. h. die Abänderung gewisser Körperzellen, nützlich sind. Bedingung der Vererbung der Abänderungen ist nur, dass stets ein Theil des Keim-Plasma's bei der Furchung und dem weiteren Aufbau des Körpers unverbraucht bleibt, d. h. unverändert in den Organismus übergeht und zu bestimmter Zeit, bald früher, bald später in Form der Keimzellen sichtbar wird. Nur so, scheint mir, ist die Vererbbarkeit der in der Stammesgeschichte eingetretenen Veränderungen der Arten einigermassen, d. h. im Princip verständlich, nur so können wir die Möglichkeit einsehen, wie die erstentstandene Art von Körperzellen schrittweise sich weiter differenzirt hat zu immer grösseren Massen und immer zahlreicheren Qualitäten von Zellen, denn nur wenn jede Neuerung von einer partiellen Molekular-Aenderung

¹⁾ Zur Zeit, als Obiges geschrieben wurde, konnte man noch nicht wissen, dass die für die Entwicklung des Eies bestimmende Materie, die „Vererbungssubstanz“ in den Stäbchen des Kernes allein zu suchen sind. Dies war erst zwei Jahre später möglich; vergleiche die Abhandlung IV. Wenn also hier nur allgemein von der feinsten Struktur der „Keimzelle“ gesprochen wird, so darf man statt dessen „Kernsubstanz der Keimzelle“ setzen. W. 1892.

der Keimzelle ausging, kann bei der Fortpflanzung, d. h. bei der Theilung der folgenden Keimzellen-Generation wieder dieselbe Neuerung an den Körperzellen daraus resultirt haben.

Jedenfalls ist nicht abzusehen, wie wir die Vererbbarkeit von Neuerungen begreifen könnten, die an den Körperzellen irgendwo *proprio motu*, oder richtiger: als Reaktion auf eine äussere Einwirkung¹⁾ auftreten.

Die Schwierigkeit, ja Unmöglichkeit, irgend eine aus bekannten Kräften abgeleitete Erklärung für die Vererbbarkeit erworbener Charaktere zu geben, ist auch schon oft gefühlt worden, hat aber doch noch nicht dazu geführt, entschieden gegen die Richtigkeit der ganzen Annahme Front zu machen.

Ich glaube, dies hat einen doppelten Grund: einmal liegen Beobachtungen vor, welche das Vorkommen einer solchen Vererbungsform thatsächlich zu beweisen scheinen, und dann spielt die Annahme der Vererbung erworbener Eigenschaften eine so bedeutende Rolle in der Erklärung der Artumwandlung, dass man nicht auf sie verzichten zu können meinte.

Offenbar ist es ja auch vollkommen gerechtfertigt, unser Urtheil zurückzuhalten und nicht sogleich einen Vorgang für unmöglich zu erklären, wenn wir ihn zur Stunde aus den uns bekannten Kräften nicht ableiten können; denn wer wollte behaupten, dass wir alle Kräfte übersehen, welche in der Natur wirken. Aber auf der andern Seite haben wir womöglich noch grössere Vorsicht anzuwenden, wenn es sich um die Annahme neuer, bisher unbekannter Kräfte handelt,

¹⁾ Dahin sind natürlich auch die Willensimpulse zu rechnen, welche eine bestimmte Zellengruppe des Körpers in häufige Thätigkeit setzen, denn auch sie sind nicht in dem betreffenden Gewebe (Nerven oder Muskeln) selbst gelegen, sondern ausserhalb desselben, sie fliessen nicht direkt aus einer Keimesanlage hervor, sondern aus zufälligen äussern Eindrücken. Wenn eine zahme Ente ihre Beine mehr und anders braucht, als im wilden Zustand, so ist das eben Folge der veränderten Bedingungen, nicht der Keimesanlage.

und es müssen erst ganz bestimmte und unbezweifelbare That-
sachen vorliegen, welche beweisen, dass die angenommenen
Vorgänge wirklich stattfinden, oder dass ihre Annahme un-
vermeidlich ist.

Keines von Beiden ist bis jetzt geschehen; weder ist
der Beweis erbracht, dass erworbene Abänderungen vererbt
werden können, noch ist gezeigt worden, dass sich die
Transmutationen der organischen Welt nur mit ihrer Hülfe
erklären lassen.

Die Vererbbarkeit erworbener Abänderungen
ist bis jetzt durchaus noch nicht erwiesen, weder durch die
einfache Beobachtung, noch durch das Experiment¹⁾. Wohl
enthält die Litteratur eine ziemliche Zahl von Fällen, welche
beweisen sollen, dass Verstümmelungen, Verlust eines Fingers,
Narben früher erhaltener Wunden u. s. w. auf die Nach-
kommen vererbt worden seien, aber in allen diesen Fällen
ist die Vorgeschichte dunkel und eine wissenschaftliche Kritik
deshalb unmöglich.

Als ein für den wissenschaftlichen Werth solcher An-
gaben typischer Fall kann der vielcitirte von jener Kuh gelten,
welche aus „unbekannter Ursache“ das linke Horn durch
Eiterung verlor, und deren beide Kälber nur Rudimente des-
selben Horns besaßen. Hierzu hat Hensen schon mit Recht
bemerkt²⁾, dass es sich hier sehr wohl um eine congenitale
Missbildung handeln konnte, also um eine Keimesanlage. Die
einzigen wissenschaftlich discutirbaren Fälle sind die bekannten
Versuche des französischen Physiologen Brown-Séguard

¹⁾ Pflüger äussert sich in demselben Sinn folgendermassen: „Ich
habe mich genauer mit allen That-sachen bekannt gemacht, welche für
die Vererbung erworbener Eigenschaften beigebracht worden sind, d. h.
solcher, welche ihren Grund nicht in einer eigenthümlichen, ursprünglichen
Organisation des Eies und des Samens haben, aus denen das Individuum
entstanden ist, sondern durch spätere, rein zufällige äussere Einwirkungen
auf den Organismus desselben sich ausbildeten. Keine dieser That-sachen
beweist die Vererbung erworbener Eigenschaften.“ a. a. O. p. 68.

²⁾ „Physiologie der Zeugung“.

mit Meerschweinchen, aber auch diese scheinen mir, was ihre Deutung angeht, nicht unangreifbar. Es handelt sich hier um Vererbung künstlich erzeugter Missbildungen; Durchschneidung mächtiger Nervenstämme, oder gar des Rückenmarkes, oder einzelner Theile des Gehirns zogen Missbildungen nach sich, und diese traten in ähnlicher Weise auch bei den Nachkommen des verstümmelten Thieres auf. So entstand Epilepsie nach Durchschneidung des grossen Hüftnerven, Verunstaltung des Ohres nach Durchschneidung des grossen sympathischen Halsnerven, Augapfel-Vorfall nach Durchschneidung eines bestimmten Gehirnthails (der Corpora restiformia), und alle diese Folgen sollen sich in die folgende, ja bis zur fünften und sechsten Generation hinaus vererbt haben.

Zunächst aber wäre wohl zu fragen, ob es sich hier wirklich um Vererbung und nicht etwa um den viel einfacheren Fall der Ansteckung¹⁾ handelt! Bei Epilepsie wenigstens könnte man immerhin daran denken, dass die Uebertragung eines organisirten Giftes durch die Keimzellen mitspielte, wie bei Syphilis; jedenfalls kennen wir die Natur dieser Krankheit ganz und gar nicht. Bei den andern Fällen ist daran vielleicht gar nicht zu denken, wohl aber muss im Auge behalten werden, dass Thiere, mit denen man solche tiefeingreifende Verstümmelungen des Nervensystems vorgenommen hat, überhaupt krank sind und — wenn sie sich fortpflanzen — jedenfalls schwächliche, von Krankheitsursachen leicht afficirbare Nachkommen produciren. Damit wäre freilich nicht erklärt, warum immer gerade dieselbe krankhafte Abänderung auftritt, wie sie bei den Aeltern künstlich erzeugt wurde, allein dies scheint auch keineswegs immer der Fall zu sein, da Brown-Séquard selbst sagt, dass „die Veränderungen des Auges“ bei den Abkömmlingen ausserordentlich verschiedenartige, und nur einigemal den

¹⁾ Vgl. die ausführliche Besprechung dieser Möglichkeit in dem Zusatz 4 der Abhandlung V. W. 1892.

bei den Aeltern beobachteten genau gleich gewesen seien.“ Immerhin können diese Versuche Beachtung beanspruchen, müssen sich aber auch voll und ganz, bis ins Einzelne der Cautelen- und Controlversuche, der Qualität des dabei verwendeten Dienstpersonals u. s. w. der genauesten Kritik preisgeben, ehe sie wissenschaftliche Anerkennung beanspruchen können.

Bis jetzt ist diesen Bedingungen noch nicht Genüge gethan. Die neueren Versuche liegen nur in kurzer, vorläufiger Mittheilung vor, welche über ihre Zuverlässigkeit, über die Täuschungs-Möglichkeiten, über die angewandten Cautelen, ja selbst über die Generationsfolgen der beobachteten Individuen noch keinerlei Urtheil zulassen. Bis zu voller Vorlage der ganzen Versuchsreihen aber wird man mit Du Bois Reymond¹⁾ sagen dürfen: „Wollen wir ehrlich sein, so bleibt die Vererbung erworbener Eigenschaften eine lediglich den zu erklärenden Thatsachen entnommene und noch dazu in sich ganz dunkle Hypothese.“

Es fragt sich nun, ob wir wirklich dieser Hypothese zur Erklärung der Thatsachen bedürfen.

Auf den ersten Blick sieht es nun freilich ganz so aus, und es scheint Tollkühnheit, auch ohne sie auskommen zu wollen. Ganze grosse Gruppen von Erscheinungen lassen sich — so scheint es — nur unter der Voraussetzung verstehen, dass auch erworbene Abänderungen vererbt werden können; so die Veränderungen, die wir dem steten Gebrauch oder Nichtgebrauch einzelner Theile zuschreiben, diejenigen, die wir directer Einwirkung des Clima's zuschreiben, und wie sollten wir die Instinkte als „vererbte Gewohnheiten“ begreifen können, ohne die Häufung ihrer Anfangsstufen durch Vererbung der im Einzelleben eingeübten Gewohnheiten anzunehmen?

Ich will nun den Versuch wagen, zu zeigen, dass wir doch auch durch diese Fälle, — soweit sie wenigstens in

¹⁾ Rede „über die Uebung“, Berlin 1881.

ihrem Thatbestand klar und unzweifelhaft vorliegen — nicht zur Annahme der Vererbung erworbener Charaktere gezwungen werden.

Es scheint schwierig, ja fast unmöglich, die Vererbung erworbener Charaktere zu läugnen, wenn man an die Wirkungen denkt, welche erwiesenermassen Gebrauch oder Nichtgebrauch auf einzelne Theile oder Organe ausüben. Lamarck hat bekanntlich fast allein aus diesem Princip die Umgestaltung der Organismen abgeleitet; der lange Hals der Giraffe war nach seiner Anschauung durch das Recken desselben nach Blättern der Bäume entstanden, die Schwimmhaut an den Füssen der Vögel durch das Spreizen der Zehen, in dem Bestreben, eine möglichst breite Wasserschicht damit zu treffen. Es unterliegt nun keinem Zweifel, dass ein Muskel, der häufig geübt wird, an Querschnitt und an Kraft zunimmt, dass Drüsen, welche sehr häufig zur Sekretion gereizt werden, nicht kleiner, sondern grösser werden und in ihrer Leistungsfähigkeit sich steigern, ja die ganze Wirkung der Uebung einzelner Theile unseres Körpers beruht ja eben darauf, dass die Organe durch häufige Functionirung gekräftigt werden. Dies bezieht sich ganz ebenso auch auf das Nervensystem, und der Klavierspieler, der mit rasender Schnelligkeit bestimmte und höchst verwickelte Bewegungscombinationen seiner Hand- und Finger-muskeln ausführt, hat — wie Du Bois Reymond mit Recht hervorhebt — keineswegs bloss die betreffenden Muskeln geübt, sondern in ebenso hohem Grade gewisse Gangliengruppen seines Gehirns, welche eben jene Combinationen von Bewegungen auszulösen haben. Ebenso lassen sich, wie bekannt, auch andere Functionen des Gehirns durch Uebung kräftigen und steigern, wie z. B. das Gedächtniss. Die Frage ist nur, ob sich solche durch Uebung erworbene Abänderungen auf die folgende Generation übertragen können. Die Lamarck'sche Theorie setzt es stillschweigend voraus, denn ohne Vererbung wäre eine Steigerung der betreffenden Abänderung durch Uebung vieler aufeinanderfolgender Generationen nicht möglich.

Dagegen ist nun zunächst zu sagen, dass überall, wo in der freien Natur ein Organ durch Uebung gekräftigt wird, dieses Organ eine gewisse Bedeutung für das Leben des Individuums besitzt; sobald dies aber der Fall ist, bemächtigt sich seiner die Naturzüchtung und wählt nur diejenigen Individuen zur Nachzucht aus, welche das Organ in bester Ausführung besitzen. Diese beste Ausführung beruht nun aber keineswegs auf dem Grad von Uebung, dem das Organ während des Einzellebens unterworfen ist, sondern sie beruht in erster Linie auf der Beanlagung des Organs vom Keime her. Die Steigerung, deren ein Organ durch Uebung im Einzelleben fähig ist, ist ja keine unbegrenzte, vielmehr hängt sie ab von der ersten Anlage des Organs. So wenig man aus der Anlage eines Zwergs durch reichliche Ernährung einen Riesen machen kann, so wenig kann man die Muskeln eines der Anlage nach schwachen Individuums durch Uebung zu denen eines Herkules heranbilden, oder das Gehirn eines zum Dummkopf beanlagten Individuums durch viele Denkübungen zu dem eines Leibnitz oder Kant erziehen. Bei gleicher Uebung wird das der Anlage nach kräftigere Organ stets einen höheren Leistungsgrad erreichen, als das schwächer angelegte. Wenn also Selection die minder leistungsfähigen Individuen beseitigt, so beseitigt sie damit die vom Keim her schwächer beanlagten Individuen, und die Uebungsergebnisse des Einzellebens kommen dabei gar nicht in Betracht, da die Stärke der Uebung bei den Individuen einer Art nahezu gleich sein muss. Die Steigerung eines Organs im Laufe der Generationen beruht also nicht auf einer Summirung der Uebungsergebnisse des Einzellebens, sondern auf der Summirung günstiger Keimesanlagen.

An dieser Beweisführung könnte höchstens angezweifelt werden, ob in der That die einzelnen Individuen einer abändernden Art immer in gleicher Richtung und Stärke der Uebung unterworfen sind. Dies wird man aber sogleich zugeben, sobald man sich einen bestimmten Fall vorstellt. Als

die wilde Ente gezähmt und auf Hühnerhöfen gehalten wurde, waren alle Individuen in gleichem Masse mehr als früher auf das Gehen und Stehen angewiesen, und ihre Beinmuskulatur wurde in demselben Grade stärker in Anspruch genommen, als früher. Ganz ebenso aber wird es sich verhalten, wenn der Zwang zu stärkerem Gebrauch eines Organs von irgend welcher Veränderung der Lebensbedingungen im Naturzustande ausgeht; kein Individuum wird sich demselben entziehen können, ein Jedes wird entsprechend seinen Kräften den veränderten Bedingungen gerecht zu werden suchen. Das Mass dieser Kräfte aber beruht eben auf der Keimesanlage, und sobald dann Selection eintritt, so findet sie nur scheinbar zwischen den ausgebildeten Individuen, in Wahrheit aber zwischen den stärkeren und schwächeren Keimesanlagen statt.

Was aber für die durch Gebrauch erzeugte Activitäts-Hypertrophie gilt, das hat auch für einen Theil der Fälle von Atrophie oder Verkümmern in Folge von Nichtgebrauch Geltung.

Schon Darwin hat darauf aufmerksam gemacht, dass die Verkümmern gewisser Organe unter Umständen nützlich sein kann: so der Verlust der Flügel bei vielen Käfern oceanischer Inseln, wie er speciell für Madeira nachgewiesen ist; Individuen mit schlecht entwickelten, schliesslich mit ganz verkümmerten Flügeln waren hier im Vorthail, da sie nicht durch die häufigen Winde ins Meer geweht werden konnten. Aehnlich steht es mit den Augen des Maulwurfs und verwandter unterirdischer Säugethiere, deren winzige, von Haarpolstern gegen Entzündungsreize geschützte Augen vollkommen gut durch Naturzüchtung erklärt werden können. Auch das völlige Verschwinden der Beine bei den Schlangen darf wohl als eine entschiedene Erleichterung des Kriechens durch enge Löcher und Spalten angesehen werden, und die Verkümmern der Flügel beim Strauss und Pinguin theilweise als eine Umwandlung des Flugorgans in ein Luft- oder Wasserruder.

Nicht so einfach aber fügen sich diejenigen Fälle einer

solchen Auffassung, in denen die Verkümmernng des nichtgebrauchten Organs keinen directen Nutzen für seinen Träger hat. Wenn wir die Augen der Höhlenthierc, seien es Insekten, Kruster, Fische oder Amphibien, verkümmert finden, so kann dies wohl kaum irgend einen directen Vorthcil für das Thier haben; dasselbe würde auch mit vollkommen ausgebildeten Augen ebensogut im Dunkeln leben können. Gerade hierbei kommt eine — wie mir scheint — sehr wichtige Seite der Naturzüchtung in Betracht, nämlich die erhaltende Kraft derselben. Das Beste wird nicht nur geschaffen durch Auswahl des Passendsten, sondern auch erhalten¹⁾; mit der Feststellung eines Arttypus, mit der möglichst vollkommenen Anpassung desselben an die innern und äussern Lebensbedingungen, hört der Kampf um's Dasein nicht auf, sondern er nimmt im Gegentheil eher schärfere Formen an, indem nun ganz minutiöse Unterschiede des Baues den Ausschlag über Leben und Tod geben müssen.

Die Raubvögel sind die scharfsichtigsten unter den Vögeln; sollte zuweilen — ich will nicht sagen ein kurzsichtiger — sondern nur ein minder scharfsichtiger zur Welt kommen, so wird dieser schwerlich dem Hungertod auf die Dauer entrinnen, weil er in der Concurrenz mit seines Gleichen immer im Nachtheil sein wird.

Die Scharfsichtigkeit dieser Vögel wird also erhalten durch unausgesetzte Thätigkeit der Naturzüchtung, durch stete Ausmerzungen aller minder scharfsichtigen Exemplare. Dies würde mit einem Schlage geändert, wenn irgend eine Raubvogel-Art gezwungen werden könnte, in völligem Dunkel zu leben. Nun wäre die Beschaffenheit der Augen für die Existenz des Individuums, und folglich auch für die Erhaltung der Art eine gleichgültige Sache; vielleicht würden noch zahlreiche Generationen hindurch die scharfen Augen weiter vererbt; aber

¹⁾ Wenn ich nicht irre, so hat zuerst Seidlitz diese Seite des Selectionsprocesses hervorgehoben; vgl. Seidlitz, „Die Darwin'sche Theorie“, Leipzig 1875, p. 198.

wenn gelegentlich minder vorzügliche Sehorgane vorkämen, so würden auch diese weiter vererbt, und selbst ganz kurzsichtige, ja fehlerhafte und schlechte Augen würden ihrem Besitzer keinerlei Nachtheil bringen, und es müsste bei der fortwährenden Kreuzung aller möglichen Stufen der Augengüte unabänderlich zuletzt ein minder vortrefflicher Durchschnittsstand der Augen sich feststellen, als er vor dem Einziehen in das lichtlose Wohngebiet vorhanden war.

Man kennt keine im völligen Dunkel lebenden Vögel und es ist auch nicht wahrscheinlich, dass solche gefunden werden; aber man kennt blinde Fische und Amphibien, und bei diesen sind die Augen zwar klein und unter der Haut verborgen, aber sie sind doch vorhanden. Ich glaube, dass diese Thatsache schwer zu vereinigen ist mit der üblichen Ansicht, dass die Augen dieser Thiere lediglich durch den Nichtgebrauch verkümmert sind. Wäre Nichtgebrauch im Stande, ein Organ zu völligem Schwund zu bringen, so müsste wohl längst jede Spur von ihnen getilgt sein. Wissen wir doch, dass nach Durchschneidung des Riechnerven beim Frosch das Geruchsorgan selbst vollständig degenerirt, und auch der Schwund und die Entartung des Auges nach künstlicher Zerstörung der nervösen Sehcentren ist eine beträchtliche. Wenn nun die Wirkungen des Nichtgebrauchs schon im Einzelleben so bedeutende sind, so könnte, falls sie sich wirklich vererbten, bei keinem Dunkelthier mehr ein Rest von Auge vorhanden sein.

Die Höhlen von Krain, in welchen der blinde Olm und so manche andere blinde Thiere leben, gehören der Jura-Formation an, und wenn wir auch den Zeitpunkt nicht genau angeben können, wann die Besiedelung derselben, z. B. durch den Proteus, stattgefunden hat, so zeigt doch schon der niedere Bau desselben, dass dies zu einer weit zurückgelegenen Zeit geschehen sein muss, seit welcher viele Tausende von Generationen dieser Art sich gefolgt sind.

So wird man sich nicht wundern können darüber, dass die Rückbildung des Auges einen schon ziemlich hohen Grad

erreicht hat, auch wenn man dieselbe lediglich aus dem Nachlass der conservirenden Wirkung der Naturzüchtung ableiten wollte.

Dies ist indessen nicht einmal nöthig, denn es kommen bei der Verkümmernng eines Organs durch Nichtgebrauch noch weitere Motive in Betracht, nämlich die höhere Ausbildung anderer Organe, die Ersatz für den Verlust des schwindenden Organs leisten sollen, oder auch nur einfach die Vergrößerung angrenzender Theile. Schon diese Letztere allein, wenn sie wenigstens irgend einen Vortheil bietet, sollte wohl das durch Auslese nicht mehr auf seiner Höhe gehaltene Organ mehr und mehr zusammendrücken und ihm den Raum wegnehmen.

Vor Allem aber wird eine gewisse Art von *Correlation* dabei eine Rolle spielen, der Kampf der Theile im Organismus, wie Roux¹⁾ diese Beziehungen neuerdings genannt hat. Es wird kaum irgend ein Fall von Atrophie durch Nichtgebrauch aufzufinden sein, in welchem nicht irgend ein anderes Organ sich um so stärker entwickelt; blinde Thierarten besitzen stets sehr stark ausgebildete Tast-, Hör- und Riechorgane, und der Schwund der Flügelmuskeln des Straussen ist von einer gewaltigen Kräftigung der Beinmuskulatur begleitet. Wenn nun die Menge von Nährstoffen, über welche der Organismus verfügt, eine gegebene ist — und dies ist für eine bestimmte Zeit sicher der Fall — so muss der stärkere Zufluss nach dem einen Organ einen Abfluss von dem andern zur Folge haben, und dies muss sich von Generation zu Generation steigern, in dem Masse, als Naturzüchtung die gewünschte Verstärkung des vicariirenden und zugleich in der Bewerbung um Raum und Blut concurrirenden Organs steigert.

Ohne Zuthun eines Selectionsprocesses zwischen den Individuen wird aber der Kampf der Organe innerhalb des einzelnen Organismus nicht im Stande sein, die Tendenz zur Anlage

¹⁾ W. Roux, „Der Kampf der Theile im Organismus“, Leipzig 1881.

des betreffenden Organs aus dem Keim zu entfernen, sie wird vielmehr nur die Entwicklung der noch vorhandenen Anlage hemmen und den Ausbildungsgrad desselben herabsetzen können. Die Anlage selbst aber wird trotz noch so unvollkommener und gehemmter Ausführung doch in jeder folgenden Generation wieder in demselben Grade vorhanden sein, falls eben erworbene Abänderungen nicht vererbbar sind, wie ich es annehme. Der völlige Schwund rudimentärer Organe wird wohl immer nur unter Mitwirkung der Selection zu Stande kommen, indem das schwindende Organ andern, in aufsteigender Entwicklung begriffenen Organen Platz und Stoff vorenthält, und daraus ein auf seine gänzliche Entfernung gerichteter Züchtungsprocess resultirt. Die schwächere Keimesanlage des betreffenden Organs ist dann die bevorzugte, und es steht Nichts im Weg, sich diesen Selections-Process so lange fortgesetzt zu denken, bis jede Anlage des Organs aus dem Keim verschwunden ist. Wie langsam dies aber geht, wie ausserordentlich zäh rudimentäre Organe wenigstens im Keime noch festgehalten werden und wie ganz allmählig und schrittweise sie vollständig ausgetilgt werden, das sehen wir vielleicht am deutlichsten an den Gliedmassen der Wirbelthiere und Arthropoden. Bei der Blindschleiche fehlen zwar die Gliedmassen selbst, aber ein verkümmerter Schultergürtel liegt noch unter der Haut, und ganz kürzlich haben wir die interessante Thatsache erfahren¹⁾, dass bei jungen Embryonen auch die Vorderbeine selbst noch als kurze Stummel angelegt werden, um sich dann aber rasch und vollständig wieder zurückzubilden. Bei den meisten Schlangen fehlt im ausgebildeten Thier jede Spur von Extremitäten; ob auch im Embryo²⁾, ist durch die bis jetzt vorliegenden Untersuchungen kaum schon als erwiesen anzusehen. Ich erinnere ferner an die sehr verschiedenen Stadien

1) Vgl. Born im „Zoolog. Anzeiger“ 1883, Nr. 150, p. 537.

2) Die Muskelknospen derselben sind seither durch van Bemmelen beim Schlangen-Embryo nachgewiesen worden. D. V. 1892.

der Rückbildung, auf welchen sich die Gliedmassen der Molche befinden, und an die Vordergliedmassen des Hesperornis, jenes merkwürdigen Zahnvogels aus der Kreide, welche nach Marsh¹⁾ nur noch aus einem ganz dünnen und verhältnissmässig kleinen Oberarmknochen bestanden und vermuthlich ganz unter der Haut verborgen lagen u. s. w. Die Wasserflöhe (Daphnoiden) zeigen im Embryo drei völlig deutliche und beinahe gleich grosse Kieferpaare, von denen aber zwei sehr bald vollständig verkümmern und sich bei keiner Art noch zu Kiefern entwickeln. Ebenso werden bei den madenförmigen, beinlosen Larven der Bienen und Wespen noch immer die drei Beinpaare ihrer Vorfahren im Embryo angelegt u. s. w.

Es scheint nun allerdings Fälle zu geben, in denen Veränderungen erworbener Natur erblich geworden sind, ohne dass Natur-Auslese irgendwie dabei activ im Spiele sein kann. Dahin gehört die Kurzsichtigkeit des civilisirten Menschen.

Dieselbe ist sicherlich zum Theil erblich, und man hat dies bisher, soviel mir bekannt, als Vererbung erworbener Abänderungen gedeutet und sich also vorgestellt, dass erworbene Kurzsichtigkeit sich in geringem Grad vererben könne, und jede der folgenden Generationen, soweit sie durch habituelles Sehen in die Nähe selbst wieder kurzsichtig werde, die angeborene Anlage zum Kurzsichtigwerden steigern.

Allein man muss sich erinnern, dass die Refraktionsunterschiede des Auges beim Menschen längst der erhaltenden Controle der Naturzüchtung enthoben sind. Ein blinder Mensch würde allerdings im Kampf ums Dasein mit den Sehenden unterliegen müssen, aber Kurzsichtigkeit hindert nicht am Nahrungserwerb; kurzsichtige Luchse, Falken, Gazellen würden durch Auslese ver-

¹⁾ Marsh, „Odontornithes, a Monograph on the extinct toothed Birds of North America“, Washington 1880.

nichtet, auch kurzsichtige Indianer; aber kurzsichtige Europäer der höheren Gesellschaftsklassen finden Beschäftigung und Brod. Es wird also hier in Bezug auf Fern- oder Nahsichtigkeit dasselbe Schwanken des Organs eintreten müssen, welches ich vorhin für das Auge der Höhlenthier in seiner Totalität annahm. Wenn wir deshalb erbliche Kurzsichtigkeit nicht so gar selten in Familien antreffen, so kann dieselbe sehr wohl auf Vererbung zufälliger Keimes-Anlagen zurückgeführt werden, anstatt auf Vererbung erworbener Kurzsichtigkeit. Eine sehr grosse Zahl von Kurzsichtigen verdankt ihren Mangel gar nicht der Vererbung, sondern hat ihn selbst erworben, denn es unterliegt keinem Zweifel, dass ein normales Auge durch anhaltendes Sehen in die Nähe im Laufe eines Lebens kurzsichtig gemacht werden kann, auch wenn gar keine ererbte Neigung dazu nachweisbar ist. Gewiss tritt dies leichter ein, wenn ohnehin schon das Auge seiner Anlage nach nicht normalsichtig war; aber die unter uns so weite Verbreitung dieser Anlage möchte ich nicht aus der Vererbung erworbener Kurzsichtigkeit, sondern eben aus einer gewissen Variabilität des Auges ableiten, wie sie die nothwendige Folge des Mangels einer Controle durch Naturzüchtung ist. Man könnte dieses Nachlassen der conservirenden Wirkung der Selection als Panmixie bezeichnen, insofern dabei alle Individuen zur Fortpflanzung gelangen, sich miteinander vermischen, nicht blos die im Ganzen oder in Bezug auf ein einzelnes Organ Bestausgestatteten. Es scheint mir, dass ein grosser Theil der Abänderungen, welche man dem direkten Einfluss äusserer Lebensbedingungen zuschreibt, dieser Panmixie zuzuschreiben ist; so beruht z. B. die grosse Variabilität der meisten Hausthiere wohl wesentlich auf ihr.

Wenn eine Gans oder Ente, die im Naturzustand ein guter Flieger sein musste, auf dem Hühnerhof nicht mehr zu fliegen braucht, um sich reichliche Nahrung zu verschaffen, so hört die scharfe Auslese der guten Flieger unter ihren Nachkommen auf, und es muss nothwendig im Laufe der Ge-

nerationen eine Verschlechterung des Flugorganes eintreten, und ganz ähnlich wird es sich mit einer grossen Zahl der übrigen Theile und Organe des Vogels verhalten.

Gerade dieses Beispiel zeigt aber deutlich, dass die Verkümmernng eines Organs nicht direct durch den Nichtgebrauch bestimmt wird; denn obgleich diese Hausthiere ihre Flügel wenig gebrauchen, so sind doch ihre Flügelmuskeln nicht verkümmert, wie jeder Gänsebraten beweist, ja sie scheinen wenigstens bei der Gans nicht einmal in irgend merklichem Grade abgenommen zu haben.

Die zahlreichen und genauen Untersuchungen, welche Darwin an unserm zahmen Geflügel mittelst Messungen und Wägungen ihrer Knochen angestellt hat, scheinen mir doch nicht bloß der Auslegung fähig zu sein, welche er ihnen gibt. Wenn bei der zahmen Ente die Flügelknochen ein geringeres Gewicht zeigen, als die der Wildente im Verhältniss zum Gewicht der Beinknochen, und wenn dies, wie Darwin gewiss ganz richtig annimmt, nicht auf einem Kleinerwerden der Flügel, sondern auf einem Grösserwerden der Beine beruht, so ist doch damit noch nicht erwiesen, dass Letzteres auf der vererbten Wirkung des jetzt verstärkten Gebrauchs beruht. Es könnte vielmehr ganz wohl einerseits auf dem Nachlass der conservirenden Wirkung der Selection, auf Panmixie, welcher natürlich erblich wirkt, und andererseits auf dem directen Einfluss des stärkeren Gebrauchs während des Einzellebens beruhen. Wissen wir doch durchaus nicht, wieviel in dieser Richtung verstärkter Gebrauch während eines Einzellebens zu leisten im Stande ist. Wenn man beweisen wollte, dass Gebrauch und Nichtgebrauch direct und ohne Mitspielen von Selection erbliche Wirkungen hervorbringe, so müsste man wilde Thiere, z. B. Wildenten, domesticiren und zwar mit Erhaltung aller Nachkommen, also mit Ausschluss jeder Selection. Wenn dann die zweite, dritte — nte Generation so gezähmter Enten in allen Individuen die gleichen Veränderungen zeigte, und wenn diese Veränderungen sich von Generation zu Generation steigerten

und zugleich ihrer Natur nach als Wirkung von Gebrauch und Nichtgebrauch angesehen werden müssten, dann dürfte vielleicht die Vererbbarkeit dieser Wirkungen als bewiesen angesehen werden, obwohl man immer im Gedächtniss behalten muss, dass Domestication nicht bloß direct den Organismus beeinflusst, sondern auch indirect durch Erhöhung seiner Variabilität in Folge aufgehobener Selection. Solche Versuche sind aber noch nicht mit genügender Schärfe angestellt worden¹⁾.

Auch die Entstehung und Abänderung der Instinkte denkt man sich gewöhnlich von der Uebung gewisser Muskelgruppen und Nervenbahnen während des Einzel Lebens abhängig, und von allmäliger Steigerung des Uebungsgrades durch Vererbung der Uebungsergebnisse von einer Generation auf die andere. Ich halte dies für durchaus nicht richtig, sondern glaube, dass alle Instinkte rein nur durch Selection entstehen, dass sie nicht in der Uebung des Einzellebens, sondern in Keimesvariationen ihre Wurzel haben.

Warum sollte der Instinkt z. B. vor Feinden zu flüchten, nicht dadurch entstanden sein, dass das von Natur furchtsamere, schreckhaftere Individuum häufiger überlebte, als das sorgloser angelegte? Man wird etwa dagegen einwenden, dass die Vögel unbewohnter Inseln, die zuerst den Menschen noch gar nicht scheuten, schon „nach wenigen Generationen“ den Instinkt der Menschenfurcht ausgebildet hatten, was doch unmöglich durch Selection so schnell hätte geschehen können. Aber handelt es sich denn hier um die Entstehung eines neuen Triebs, und nicht vielmehr um die Vermehrung derjenigen Eindrücke (Wahrnehmungen Schneiders)²⁾, welche den bereits längst vorhandenen Fluchtungstrieb auslösen, um einen neuen, den des Menschen? Und hat

1) Vgl. Darwin, „Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication“, deutsche Ausgabe, 2. Auflage, Bd. I, p. 309 und 310.

2) Vgl. „Der thierische Wille“, Leipzig 1880.

Jemand den Versuch gemacht, ob die jungen Vögel der zweiten oder dritten Generation auch schon vor dem Menschen erschrecken, oder ob nicht vielmehr die Erfahrung des einzelnen Vogels hier gewaltig mit im Spiel ist? Ich meinerseits bin sehr geneigt, anzunehmen, dass schon in der ersten Generation, welcher der Mensch als Feind gegenüber trat, sich bald die Gewohnheit, vor ihm zu flüchten, ausbildete. Sieht man doch dieselbe Vogelschaar, die kurz vorher noch sorglos den Menschen umspielte, scheu und äusserst vorsichtig werden, sobald ein paar Flintenschüsse auf sie abgefeuert wurden. Beim Vogel spielt eben die Intelligenz schon erheblich mit. Daraus folgt aber noch keineswegs, dass diese individuelle Gewohnheit sich nun auch vererbt haben muss, es kann vielmehr sehr wohl erst eines langen Selectionsprocesses bedurft haben, ehe die Wahrnehmung des Menschen auch in dem jungen, noch unerfahrenen Vogel den Fluchtungstrieb sofort erweckte. Leider sind die Beobachtungen über diese Verhältnisse lange nicht präcis genug, um eine Entscheidung zu gestatten.

Auch das vielcitirte Beispiel des jungen Vorstehhundes, der „ungelehrt, ohne Vorbild, im subtropischen Gestrüpp die Eidechse stand, wie seine Eltern das Rebhuhn auf der Ebene von Saint-Denis“, oder der, ohne noch die Wirkung des Schusses zu kennen, beim ersten Schuss laut bellend vorsprang, um die Beute zu apportiren, dürfen gewiss nicht als Vererbung von Gedächtnissbildern, also z. B. des Schusses, sondern als Vererbung von Reflexmechanismen, aufgefasst werden. Der junge Hund springt auf den Schuss hin vor, nicht weil er von seinen Eltern die Ideenassociation: Schuss und Beutestück ererbt hätte, sondern weil er den Reflexmechanismus geerbt hat: Knallempfindung — Vorstürzen. Wie nun dieser Wahrnehmungstrieb — um mit Schneider zu reden — entstanden ist, das ist nicht ohne neue Versuche auszumachen; es scheint mir aber gar nicht undenkbar, dass hier die künstliche Züchtung mit im Spiel ist, und dass es sich hier nicht um Vererbung einer Dressur,

sondern um Steigerung einer Keimesanlage durch Selection handelt.

Wie vorsichtig man sein muss in der Heranziehung der Uebung, und ihrer durch Vererbung übertragbaren Resultate, das zeigen am besten die zahlreichen Instinkte, welche nur ein einziges Mal im Leben zur Ausübung gelangen, bei denen also von Uebung keine Rede sein kann. Die Bienenkönigin unternimmt nur ein einziges Mal ihren Hochzeitsflug, und wie viele und complicirte Instincte und Reflexmechanismen kommen dabei in Betracht! Auch die Eiablage geschieht von zahlreichen Insecten nur ein Mal im Leben, und doch wissen sie genau, ob die Eier nur einfach ins Wasser fallen zu lassen, oder mühsam an die Unterseite von Steinen auf dem Grunde zu kleben sind, ob sie an eine bestimmte Pflanzenart und an welchen Theil derselben sie zu legen sind, und auch hierbei kommen oft die complicirtesten Handlungen in Betracht. Es ist geradezu erstaunlich, einer gewissen Gallwespe zuzusehen (*Rhodites Rosæ*), die ihre winzigen Eier in den Grund einer jungen Triebknospe legt! Mit welcher Vorsicht sie zuerst die Knospe von allen Seiten betrachtet und betastet mit Füßen und Fühlern, endlich den langen Legebohrer zwischen die festgefugten Deckblätter der Knospe langsam einschiebt, um ihn gar manches Mal, wenn es nicht die ganz richtige Stelle war, wieder zurückzuziehen, und zuletzt, wenn sie diese gefunden, ihn langsam und bohrend bis tief in das innerste Mark der Knospe einzusenken, so dass die Eier nun an den Punkt gelangen, an dem sie allein ihre Entwicklungsbedingungen vorfinden.

Nun legt allerdings jede Gallwespe mehrere Male Eier ab, und insofern könnte ja allenfalls von Vervollkommnung durch Uebung die Rede sein, wenn freilich auch kaum viel von einer Uebung erwartet werden kann, die etwa ein Dutzend Mal kurz hintereinander ausgeführt wird und die sich zugleich auf eine so complicirte Handlung bezieht.

Ganz ebenso aber steht es mit der Eiablage der meisten

Insekten. Wie soll Uebung irgend einen Einfluss gehabt haben auf die Entstehung des Instinktes, welcher einen unserer Tagschmetterlinge, das Landkärtchen, *Vanessa levana*, lehrt, seine grünen Eier in einreihigen, langen, frei vom Stengel oder dem Blatt abstehenden Säulchen abzulegen, so dass sie zu ihrem Schutz den Blüthenknospen der Brennessel auf's täuschendste gleichen, auf welcher die Räupchen ihre Nahrung finden?

Natürlich hat der Schmetterling keine Ahnung von dem Nutzen seiner Handlungsweise; Intelligenz ist also dabei in keinem Grade im Spiel. Die Handlungsweise des Thieres beruht auf angeboren anatomischen und physiologischen Einrichtungen, auf dem Bau des Eierstocks und des Eileiters, auf der gleichzeitigen Reifung einer gewissen Anzahl von Eiern, und auf gewissen sehr complicirten Reflexmechanismen, die dasselbe zwingen, die Eiablage an bestimmter Stelle einer bestimmten Pflanze vorzunehmen. Gewiss ist Schneider völlig im Recht, wenn er diesen Mechanismus ausgelöst werden lässt durch ein Gefühl, welches von der Wahrnehmung der betreffenden Pflanze oder Pflanzentheils, sei es durch Gesicht oder Geruch oder durch Beides erregt wird¹⁾. Allein Uebung und die Vererbung erworbener Eigenschaften können wir hier zur Erklärung nicht herbeiziehen, und die Entstehung solcher Triebe lässt sich auf keine andere Weise verstehen als durch Selections-Processe.

Auch die Schutzhüllen, welche zahlreiche Insekten bei ihrer Verpuppung anfertigen, gehören hierher, denn auch sie werden nur ein einziges Mal im Leben gefertigt; Uebung fällt also auch hier vollständig aus. Und dennoch sind dieselben oft ungemein complicirt; man denke nur an das beinahe unzerreissbar zähe, birnförmige Gespinnst des Nachtpfauenauges, das der Schmetterling nicht verlassen könnte, wenn er nicht eine Oeffnung daran anbrächte, und das ihn doch wieder nicht vor seinen Feinden schützen würde, versähe er nicht

¹⁾ Vgl. Schneider, „Der thierische Wille“.

diese Oeffnung mit einem Kranz von spitzen, nach aussen wie eine Fischreuse convergirenden steifen Borsten, so dass er selbst zwar bequem hinaus, Niemand aber herein kann. Der Trieb, der dieses complicirte Gespinnst hervorbringt, kann nur durch Selection entstanden sein; natürlich nicht im Laufe einer Artgeschichte, sondern im Laufe zahlreicher aufeinander folgender Arten durch immer weitere Steigerung der Anfangsstufen der Gespinnstbildung. Es sind uns ja auch heute noch eine ganze Anzahl von Arten bekannt, die ähnliche, wenn auch weniger vollkommene Gespinnste verfertigen, bis zurück zu solchen, die nur einen lockeren, aber ringsum geschlossenen Cocon verfertigen.

In Complicirtheit unterscheidet sich der Spinntrieb des Nachtpfauenauges wohl kaum von dem einer Radspinne; wenn aber der erstere sich ohne Uebung des einzelnen Individuums ausgebildet hat — und das müssen wir annehmen —, dann kann es auch der letztere, und dann liegt kein Grund und auch kein Recht vor, die gänzlich unerwiesene Vererbung erworbener Fertigkeiten mit herbeizuziehen zur Erklärung dieser und tausend anderer Triebe.

Man könnte nun einwerfen, dass beim Menschen ausser den allen Individuen angeborenen Instinkten noch besondere individuelle Anlagen vorkommen, so hoch entwickelter Natur, dass sie unmöglich plötzlich durch individuelle Keimesvariation entstanden sein könnten, dass diese Anlagen, Talente genannt, aber auch nicht durch Naturzüchtung entstanden sein könnten, weil von ihrem Besitz das Leben in keiner Weise abhängt, dass somit zur Erklärung ihrer Entstehung Nichts übrig bleibt, als die Annahme einer Summirung der in jedem Einzelleben durch Uebung erlangten Fertigkeiten. Da hätten wir also dann doch die Nothwendigkeit der Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften.

Nun kann in der That nicht entfernt geleugnet werden, dass alle Anlagen im Einzelleben durch Uebung gesteigert, ja sogar bedeutend gesteigert werden können, und wenn die Talente, z. B. die Begabung für Musik, Malerei,

Sculptur, Mathematik einfache Grössen wären, die auf der An- oder Abwesenheit eines bestimmten Organs im Gehirn beruhten, so wäre für ihre Entstehung und Steigerung bei Ausschluss der Naturzüchtung in der That kein anderer Weg zu finden, als der der Uebertragung der Uebungsergebnisse von einer Generation auf die andere. Allein Talente beruhen nicht auf dem Besitz eines besondern Gehirnthells, sie sind überhaupt nichts Einfaches, sondern sind Combinationen geistiger Anlagen von oft sehr zusammengesetzter Natur; sie können nur auf besonderer Erregbarkeit und leichter Leitbarkeit gewisser Nervenbahnen des Gehirns beruhen, wohl auch auf stärkerer Entwicklung einzelner Hirntheile. Es scheinen mir keinerlei Beweise vorzuliegen, dass Talente durch Uebung innerhalb einer längeren Generationsfolge gesteigert worden wären. Allerdings lehrt die Familie Bach, dass das musikalische, die Familie Bernoulli, dass das mathematische Talent sich durch Generationen hindurch vererben kann, das sagt aber Nichts über ihre Entstehung aus, und die höchsten Leistungen dieser Talente liegen in beiden Familien nicht am Ende der Generationsfolge, wie es der Fall sein müsste, wenn die Uebungsergebnisse sich vererbten, sondern in der Mitte. Sehr häufig auch sind Talente scheinbar plötzlich aufgetreten in einzelnen Gliedern einer Familie, die sich niemals vorher in dieser Richtung ausgezeichnet hatte.

Gauss ist nicht der Sohn eines Mathematikers gewesen, Händel's Vater war Wundarzt, und man weiss Nichts von einer musikalischen Begabung desselben, Tizian war der Sohn und Enkel eines Advokaten, er und sein Bruder Francesco Vecellio waren die ersten Maler der Familie, denen noch sieben andere in absteigender Begabung folgten. Das beweist gewiss nicht, dass die Dispositionen der Nervenbahnen des Gehirns, welche das specifische Talent ausmachen, ganz nagelneu aufgetreten wären bei diesen Männern, sie waren sicherlich in den Eltern schon vorbereitet, wenn sie auch nicht zum äussern Ausdruck gelangten; aber es beweist, wie mir scheint, dass

der hohe Grad von Begabung nach bestimmter Richtung, den wir Talent nennen, nicht durch Uebung der vorausgegangenen Generationen entstanden sein kann, d. h. nicht durch Uebung des Gehirns in derselben specifischen Richtung.

Mir scheint das Talent auf glücklicher Combination erbter, einseitig gesteigerter, aber im Allgemeinen schon hoher geistiger Anlagen zu beruhen. Physiologisch nachzuweisen, wie diese Combinationen entstehen, ist natürlich für jetzt unmöglich; es ist aber recht wahrscheinlich, dass dabei die Kreuzung der elterlichen Anlagen eine sehr bedeutende Rolle spielt, wie schon der Goethe'sche Ausspruch über seine eigne Begabung so schön als scharfsinnig andeutet:

„Vom Vater hab' ich die Natur
Des Lebens ernstes Führen,
Vom Mütterchen die Frohnatur,
Die Lust zum Fabuliren“ u. s. w.

Dass Talente in der That nur bestimmte Combinationen gewisser hochentwickelter Geistesanlagen sind, die sich in jedem Gehirn finden, darauf weist schon die häufige Vereinigung mehrerer Talente in einem Menschen, sowie das Auftreten verschiedener hochgradiger Talente bei den Gliedern ein und derselben Familie. Viele Maler sind zugleich vortreffliche Musiker gewesen, und sehr häufig findet man geringere Grade beider Talente in einem Menschen vereinigt. Andererseits begegnen wir in der Familie Feuerbach einem bedeutenden Juristen, einem bedeutenden Philosophen und einem höchst talentvollen Maler, und in der Familie Mendelssohn einem Philosophen und einem Musiker. In demselben Sinne spricht auch das häufige Auftreten eines bestimmten Talent es je nach der allgemeinen Geistesströmung einer Zeit. Wie viele Dichter tauchten in Deutschland auf zur Zeit der empfindsamen Periode am Ende des vorigen Jahrhunderts, und wie gänzlich verschwunden schien alle dichterische Begabung während des 30jährigen Krieges, während dessen freilich noch Anderes

darnieder lag. Wie zahlreiche Philosophen tauchten auf in der nach-Kantischen Periode, und wie beinahe verschwunden schien die philosophische Begabung im deutschen Volke zur Zeit der Herrschaft jener extremen, die Speculation verschmähenden „exakten Naturforschung“.

Wo Akademien errichtet werden, da tauchen die Schwantalers, Defreggers, Lenbachs aus demselben Volkstamm auf, von dessen künstlerischer Begabung man lange Zeit hindurch Nichts mehr gehört hatte. Heute sind vielleicht Manche Naturforscher, die sonst Dichter oder Philosophen geworden wären, hätten sie zur Zeit Bürger's, Uhland's oder Schelling's gelebt. Auch zum Naturforscher gehören bestimmt gerichtete Geistesanlagen, gehört Talent, wenn auch das Specifische daran nicht so in die Augen springt; ja man kann noch weiter gehen und sagen, dass zum Physiker, zum Chemiker eine andere Combination der Gehirnanlagen gehört als zum Botaniker und Zoologen. Dennoch werden weder Physiker noch Botaniker geboren, und es hängt in den meisten Fällen vom Zufall ab, ob ihre Begabung gerade nach dieser Richtung zur Entwicklung kommt.

Lessing hat gefragt, ob Raphael, wenn er ohne Hände geboren wäre, minder ein grosser Maler gewesen wäre; man könnte aber ganz wohl auch fragen, ob er nicht vielleicht ebensowohl ein grosser Musiker geworden wäre, hätte er statt zur Zeit des geschichtlichen Höhepunkts der Malerei in einer Zeit hochentwickelter Musik und unter günstigen persönlichen Umständen dafür gelebt. Ein grosser Künstler ist immer auch ein grosser Mensch, und wenn ein Solcher für seine Begabung nach der einen Seite äusserliche Hemmung findet, so bricht sie sich nach der andern freie Bahn.

Mit allem Diesem will ich nur sagen, dass mir die Talente nicht auf der Steigerung einer bestimmten Gehirnqualität durch Uebung zu beruhen scheinen, sondern dass sie der Ausfluss, gewissermassen das Nebenprodukt des im Allgemeinen hochentwickelten menschlichen Geistes sind.

Wenn aber Jemand fragen sollte, ob denn diese im Laufe

unzähliger Menschen-Generationen erlangte hohe geistige Entwicklung nicht ihrerseits auf den vererbten Wirkungen der Uebung beruhe, so muss ich daran erinnern, dass die menschliche Intelligenz im Allgemeinen das Hauptmittel, die Hauptwaffe ist, deren sich der Mensch im Kampf ums Dasein bedient hat und noch bedient¹⁾). Auch in unserm jetzigen, durch vielfache künstliche Eingriffe verschrobenen und unnatürlichen Zustand der civilisirten menschlichen Gesellschaft, gibt doch noch immer der Grad von Intelligenz des Einzelnen vor Allem den Ausschlag über Untergang oder Fortdauer, und im Naturzustand oder besser in niederen Culturständen ist dies in noch viel höherem Grade der Fall.

Hier stehen wir also wieder vor den Wirkungen der Naturzüchtung, oder müssen ihr doch jedenfalls einen grossen Theil der betreffenden Erscheinung zuschreiben, und können nicht nachweisen, dass ausser ihr auch noch Vererbung durch Uebung erworbener Fähigkeiten dabei im Spiel ist.

Ich wüsste überhaupt nur einen Kreis von Veränderungen der Organismen, bei welchem die Erklärung durch blosse Keimesänderung auf ernstliche Schwierigkeiten stösst, und dies sind die Abänderungen, welche als directe Folge von veränderten äusseren Bedingungen auftreten. Allein gerade über sie ist auch das letzte Wort noch lange nicht gesprochen; wir kennen den Thatbestand noch keineswegs genau genug, um über die Ursachen derartiger Abänderung ein sicheres Urtheil zu haben, und aus diesem Grunde will ich auch hier nicht näher darauf eingehen.

Man hat stets unter der Voraussetzung beobachtet, dass solche z. B. durch fremdes Klima erzeugten Abänderungen sich durch Vererbung von einer Generation auf die andere übertragen und häufen, und hat deshalb nicht immer scharf genug beobachtet. Auch wird nicht leicht zu sagen sein, ob

¹⁾ Vgl. Ch. Darwin, „Die Abstammung des Menschen“ etc., übersetzt von V. Carus, 3. Auflage, Stuttgart 1875, p. 165 u. f.

das veränderte Klima nicht zunächst die Keimzelle verändert¹⁾, und in diesem Falle würde eine Cumulirung des Effectes durch Vererbung auf keine Schwierigkeit stossen. Dass z. B. reichlichere Ernährung eine Pflanze nicht nur üppiger wachsen macht, sondern sie auch in bestimmter Weise verändert, ist bekannt, und es würde wunderbar sein, wenn nicht auch die Samen derselben grösser und mit reichlicherer Nahrung versehen sein sollten. Wiederholte sich diese Art der Ernährung, so wäre eine weitere Steigerung in der Grösse der Samen und der Ueppigkeit und der aus dieser resultirenden Abänderung der Pflanze, wenn nicht nothwendig, so doch denkbar. Dies würde aber keineswegs eine erbliche Uebertragung erworbener Charaktere sein, sondern nur die Folgen einer directen Beeinflussung der Keimzellen und besserer Ernährung während des Wachstums²⁾.

Eine ähnliche Auslegung lässt sich im umgekehrten Fall anwenden. Werden gewöhnliche Pferde auf die Falklandsinseln gebracht, so nehmen sie schon in der ersten dort geborenen Generation durch die schlechte Nahrung und das feuchte Klima an Grösse erheblich ab und „nach einigen Generationen sind sie ganz schlecht.“ Man braucht hier nur anzunehmen, dass das für Pferde ungeeignete Klima und die schlechte Nahrung nicht bloss die ganzen Thiere, sondern auch ihre Keimzellen trifft. Auch hier handelt es sich

1) Dies ist für gewisse Fälle in der That so, wie mir neuere Versuchsreihen mit klimatischen Varietäten von Schmetterlingen unzweifelhaft gezeigt haben. Die Versuche selbst sind bisher noch nicht veröffentlicht worden. W. 1892.

2) Es wäre theoretisch sogar denkbar, dass solche Keimzellen nicht gleichmässig, in allen ihren Molekülen von einer Veränderung der äusseren Bedingungen betroffen würden, vielmehr nur partiell, in gewissen Molekülgruppen. Daraus würden dann Abänderungen nur gewisser Theile des fertigen Organismus resultiren, aber diese brauchten nicht nothwendig die gleichen zu sein, welche etwa in der wachsenden Pflanze durch dieselben äussern Einflüsse veranlasst würden, und selbst, wenn dies der Fall wäre, läge immer noch keine Vererbung erworbener Eigenschaften vor.

nur um eine andere, nämlich geringere Ausstattung der Keimzellen, zu der dann noch die mangelhafte Ernährung während des Wachstums kommt, nicht aber um Uebertragung von bestimmten Eigenschaften durch die Keimzellen, welche erst am ausgebildeten Pferd in Folge des Klimas aufgetreten wären.

Immerhin wird man zugeben müssen, dass es Fälle gibt, so die klimatischen Varietäten der Schmetterlinge, die sich für jetzt nur gewaltsam einer derartigen Erklärung fügen, und ich selbst habe vor Jahren einen solchen Fall experimentell näher geprüft¹⁾, den ich auch heute nach den bis jetzt vorliegenden Thatsachen noch nicht anders zu erklären wüsste, als ich es damals gethan habe, nämlich durch Vererbung passiv, d. h. durch direkte Wirkung des Klimas erworbener Abänderungen. Allein es ist dabei zu bedenken, dass meine Versuche, wenn sie auch später von H. W. Edwards an andern (amerikanischen) Arten wiederholt und ihre Resultate in allen Hauptsachen bestätigt wurden, doch durchaus nicht im Hinblick auf die hier betonten Gesichtspunkte angestellt waren. Neue und in anderer Weise variirte Versuche werden nöthig sein, um auch nach dieser Seite hin sicheren Aufschluss zu geben, und ich habe bereits solche in Angriff genommen²⁾.

Sieht man für den Augenblick von diesen zweifelhaften, weiterer Untersuchung harrenden Fällen ab, so wird man doch sagen dürfen, dass die Annahme, es theilten sich die Veränderungen, welche auf äussere Veranlassung hin an dem fertigen Organismus auftreten, seinen Keimzellen im Sinne der Darwin'schen Pangenesis mit, zur Erklärung der Erscheinungen durchaus entbehrlich ist. Damit wäre freilich immer noch nicht erwiesen, dass nicht dennoch eine solche Uebertragung gelegentlich mitspielt, denn wenn auch der grössere

¹⁾ „Studien zur Descendenztheorie, I. Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge.“ Leipzig 1875.

²⁾ Diese Versuche haben zu den auf S. 113 in der Anmerkung angedeuteten Resultaten geführt. W. 1892.

Theil der Wirkung auf Rechnung der Naturzüchtung zu setzen ist, so könnte ja immerhin doch ein kleinerer Theil in gewissen Fällen auf dem auszuschliessenden Faktor beruhen.

Ein vollkommen befriedigender, auf alle Fälle sich erstreckender Gegenbeweis lässt sich zur Stunde nicht führen, man kann nur darauf hinweisen, dass eine solche Annahme neue, gänzlich dunkle Kräfte einführen würde, und dass es unzählige Fälle gibt, in denen jede Uebung und jede Mitwirkung der Vererbung erworbener Eigenschaften ausgeschlossen werden kann. Wir haben für die meisten Abänderungen der Farbe keine andere Erklärung, als die der Auslese des Passendsten¹⁾, und bei allen Formveränderungen, welche nicht vom Willen des Thieres beeinflusst werden können, verhält es sich ebenso; die zahllosen Anpassungen z. B. an den Eiern der Thiere, ihrer Skulptur, ihren Stielen, um sie vor Feinden zu sichern, ihren Schutzhüllen von complicirter Structur, um sie vor Austrocknung oder heftiger Wirkung der Kälte zu schützen, müssen alle völlig unabhängig von jeder Willensäusserung des Thieres, von jeder bewussten oder unbewussten Action desselben entstanden sein; von den gänzlich willenslosen Pflanzen will ich gar nicht reden, weil sie meiner speciellen Kenntniss ferner liegen. In den betreffenden Fällen kann auch nicht davon die Rede sein, dass die Anpassungen etwa auf dem Kampfe der Theile des Organismus (Roux) beruhten, dass eine Auslese z. B. stattfände zwischen den Epithelzellen, welche die Eischale eines Kiemenfusses (Apus) bilden, denn für das eibildende Individuum ist es ganz gleichgültig, ob es bessere oder schlechtere Eischalen liefert, erst unter seinen Nachkommen findet die Auswahl statt, und die Keime, deren Eischalen ungenügend befunden werden, der Kälte oder der Trockniss zu widerstehen, gehen zu Grunde.

In allen solchen Fällen haben wir keine andere

¹⁾ Wenn man hierunter auch die Färbungen begreift, welche durch geschlechtliche Züchtung hervorgerufen sind.

Auskunft als die der Selection, und wir müssen auf eine natürliche Erklärung einfach verzichten, wenn wir diese nicht acceptiren wollen. Es liegt nun aber auch, wie mir scheint, kein Grund vor, sie für ungenügend zu halten. Man hat freilich auch in neuester Zeit wieder behauptet, es sei undenkbar, dass alle die wunderbaren Anpassungen der Organismen an die Aussenwelt auf Auslese der Individuen beruhten, da dazu eine unendliche Zahl von Individuen und unendliche Zeiträume gehörten, und hat besonders dabei betont, dass die gewünschten nützlichen Abänderungen doch immer nur selten und vereinzelt unter einer sehr grossen Anzahl von Individuen vorkommen könnten.

Besonders der letzte Einwand hat nach den bisherigen Vorstellungen von Naturzüchtung den Schein einer gewissen Berechtigung, denn in der That werden sich nützliche Abweichungen von bedeutenderem Betrag nur selten darbieten und in vielen Generationen gar nicht. Wenn man sich die Umwandlungen desshalb in grösseren Schritten und durch Variationen von qualitativer Natur geschehend denkt, so wird man über dieses Hinderniss nicht wegkommen. Ich glaube aber, dass man von den Variationen grösseren Betrages, wie sie bei domesticirten Thieren und Pflanzen nicht selten vorkommen, bei den Processen der Artumwandlung, wie sie in der freien Natur vor sich gehen, vollständig abzusehen hat, dass hier überhaupt nicht qualitative, sondern nur quantitative Unterschiede der Individuen das Material der Naturzüchtung bilden, solche aber sind immer vorhanden!

Ein einfaches Beispiel wird dies am besten veranschaulichen: Gesetzt es käme bei einer Art, — denken wir etwa an die Vorfahren der Giraffe — darauf an, einen Theil des Körpers zu verlängern, z. B. den Hals, so würde dies in relativ kurzer Zeit erreicht werden können, denn die Individuen besitzen von vornherein verschiedene Halslängen, und die Variationen, deren die Naturzüchtung bedarf, sind somit gegeben. Nun variiren aber alle Organe einer

jeden Art in der Grösse, und ein jedes von ihnen muss somit, sobald dies von ausschlaggebender Nützlichkeit wird, dauernd und progressiv vergrössert werden können. Aber nicht nur die Organe als Ganzes, sondern auch ihre einzelnen Theile schwanken in Grösse und Zahl und müssen somit — unter gegebenen Verhältnissen — durch Auslese vergrössert oder verkleinert, vermehrt oder vermindert werden können. Die qualitativen Unterschiede aber beruhen, wie mir scheint — immer nur auf verschiedener Grösse oder Zahl der einzelnen Theile eines Ganzen. Eine Hautfläche erscheint uns nackt, welche in Wahrheit mit einer Menge feiner kleiner Härchen besetzt ist; vergrössern sich die Haare und vermehrt sich ihre Zahl bis zu dichter Besetzung, so nennen wir die Haut dicht behaart. So erscheint uns die Haut mancher Würmer und Krustenthierc farblos, in deren Hautzellen wir doch mit dem Mikroskop eine Menge prachtvoller Farbtheilchen erkennen, aber erst, wenn deren Menge noch bedeutend zugenommen hat, erscheint uns auch mit blosscm Auge die Fläche gefärbt. Die Qualität der Farblosigkeit oder Gefärbtheit hängt also hier von der Quantität kleinster Theilchen ab und von der Entfernung, aus welcher die betreffende Fläche gesehen wird. Aber auch das erste Auftreten eines Farbstoffs oder die Umwandlung des grünen in den gelben oder rothen Farbstoff beruht nur auf kleinen Aenderungen in der Lage oder der Zahl der Sauerstoff-Atome, welche in die betreffende chemische Verbindung eintreten; Schwankungen aber in der chemischen Zusammensetzung der Moleküle z. B. eines einzelligen Wesens müssen fortwährend ebensogut vorkommen, wie Schwankungen in der Zahl der Pigmentkörner einer bestimmten Zelle, oder in der Zahl der Pigmentzellen einer bestimmten Körpergegend, oder in der Grösse dieses Körperteils selbst.

Da nun diese Zahlen bei jeder Art individuellen Schwankungen ausgesetzt sind, so kann Naturzüchtung sich dieses

schwankenden Materials bemächtigen und es nach einer gewissen Seite hin weiter entwickeln.

Von diesem Gesichtspunkt aus finde ich es weniger staunenswerth und unbegreiflich, wenn wir sehen, dass die Organismen sich in allen ihren Theilen scheinbar jeder beliebigen Existenzbedingung anpassen können, dass sie uns wie eine plastische Masse erscheinen, die im Laufe der Zeiten in fast jede beliebige Form geknetet werden kann.

Fragen wir nun aber, wo die Ursache dieser Variabilität liegt, so kann es nicht zweifelhaft sein, dass sie schon in den Keimzellen gegeben ist. Von dem Momente, in welchem die Vorbereitungen zur ersten Furchung der Eizelle beginnen, ist bereits darüber entschieden, was für ein Organismus aus ihr werden wird, ob ein grosser oder ein kleiner, ob ein dem Vater oder der Mutter mehr ähnlicher, ja bis in sehr geringfügige Einzelheiten hinein ist darüber entschieden, welche Theile dem Einen, welche der Andern nachfolgen werden. Zweifellos bleibt nichtsdestoweniger noch ein gewisser Spielraum für den Einfluss der äussern Lebensbedingungen, welche den heranwachsenden Organismus treffen, aber derselbe ist beschränkt und bewegt sich in kleinen Amplituden um einen mittleren festen Punkt, der eben durch die Vererbung gegeben ist. Reichliche Ernährung kann den Körper stark und voll machen, aber sie macht niemals einen Riesen aus einem Keim, der zum Zwerg bestimmt war; ungesunde, hockende und darbende Lebensweise kann den Fabrik-Menschen blass und kümmerlich machen, flottes Leben, Körperübung und die frische Seeluft den Seemann kraftvoll und von blühender Gesichtsfarbe, aber die Aehnlichkeit mit dem Vater oder der Mutter oder mit Beiden, wie sie einmal im Keim angelegt war, wird sich niemals verwischen, mag die Lebensweise sein, welche sie will.

Wenn nun in der Keimzelle die wesentliche Bestimmung über den später daraus erwachsenden Organismus liegt, so werden wir auch die individuellen Verschiedenheiten quantitativer Natur, von denen ich soeben sprach, der Hauptsache

nach als schon im Keim angelegt und begründet ansehen dürfen, ganz abgesehen davon, wie wir uns das im Näheren vorstellen wollen. Dann operirt also die Naturzüchtung nur scheinbar mit den Qualitäten des fertigen Organismus, in Wahrheit aber mit den in der Keimzelle verborgenen Anlagen dieser Eigenschaften. Wie die Ausführung einer Keimesanlage, also irgend ein Charakter des fertigen Organismus in einer gewissen Amplitude um einen mittleren Punkt herum pendelt, so auch die Keimesanlage selbst, und darauf beruht die Möglichkeit einer Steigerung der betreffenden Keimesanlage und somit auch des mittleren Ausführungsgrades derselben.

Wenn man nun, wie ich es zu thun versucht habe, alle dauernden, von Generation zu Generation übertragbaren Abänderungen auf quantitative Variationen des Keimes zurückführt, so erhebt sich die Frage, woher denn diese Keimesvariationen selbst stammen. Ich will nun darauf nicht speciell eingehen, zumal ich mich früher schon einmal über diesen Punkt ausgesprochen habe¹⁾; ich glaube, dass sie in letzter Instanz auf die verschiedenartigen äussern Einflüsse zurückzuführen sind, welche den Keim vor dem Beginn der Embryonal-Entwicklung treffen können, und damit ist, wie mir scheint, auch dem fertigen Organismus der ihm gebührende Einfluss auf die phyletische Entwicklung seiner Descendentenreihen eingeräumt, denn die Keimzellen sind in ihm gelegen und die äussern Einflüsse, von welchen sie betroffen werden können, sind wesentlich durch Zustände des Organismus bedingt, welcher sie birgt. Ist er gut ernährt, so werden es auch die Keimzellen sein, und umgekehrt, ist er schwach oder krankhaft, so werden auch die Keimzellen nur kümmerlich heranwachsen können, und es ist — wie oben schon dargelegt wurde — auch denkbar, dass diese Einflüsse

¹⁾ Vgl. „Studien zur Descendenztheorie, IV, über die mechanische Auffassung der Natur“, p. 303 u. f.

noch specialisirter, d. h. nur auf einzelne Theile der Keimzellen einwirken. Dies ist aber ganz etwas Anderes, als wenn man sich glaublich machen soll, der Organismus vermöge Veränderungen, welche durch äussere Anstösse an ihm geschehen, derart auf die Keimzellen zu übertragen, dass sie in dem kommenden Geschlecht wiederum zu derselben Zeit und an derselben Stelle des Organismus sich entwickeln, wie es bei dem älterlichen Organismus geschah. Für die Vererbung sämtlicher ererbter Eigenschaften des Organismus haben wir eine einleuchtende Vermittlung durch die Continuität des Protoplasmas der Keimzellen; wenn vom Beginn des Lebens an das Keimzellen-Protoplasma in steter Continuität geblieben ist, wie wir annehmen, wenn stets Keimprotoplasma und Körperprotoplasma gesonderte Conti geführt haben, und Veränderungen des zweiten Conto, desjenigen des Körperprotoplasma immer nur dann erfolgten, wenn ihnen ein entsprechender Posten auf dem Conto des Keimprotoplasmas vorhergegangen war, so können wir die Thatsache der Vererbung bis zu einem gewissen Punkt, nämlich im Princip, begreifen, wir können wenigstens ihre Begreiflichkeit als erwiesen betrachten, denn jetzt führen wir wirklich die Vererbung auf Wachsthum zurück, wir betrachten jetzt mit gutem Grund die Fortpflanzung als ein Wachsthum über das Maass des Individuums hinaus und unterscheiden die Succession der Arten von der Succession der Individuen nur dadurch, dass bei Letzteren das Keimprotoplasma sich gleich bleibt, während es sich bei der Umwandlung der Arten ändert und so auch den Individuen, welche im einzelnen Fall aus ihm hervowachsen, immer neue und complicirtere Gestalten verleiht, vom einfachen, einzelligen Wurzelfüsser bis zum höchsten aller Organismen, dem Menschen, hinauf.

Ich habe die Frage, um die es sich hier handelte, nicht allseitig beleuchten können, es bleiben noch wesentliche Punkte übrig, die ich bei Seite lassen musste; noch viel weniger war ich im Stande, die Einzelfragen, welche sich bei diesem Thema

auf Schritt und Tritt aufdrängen, etwa alle schon jetzt mit Sicherheit zu beantworten; es schien mir aber von Werth, die schwerwiegende und tiefgreifende Hauptfrage selbst einmal zu stellen und scharf und bestimmt zu formuliren, denn nur so kann sie auch eine feste und bestimmte Lösung finden. Man muss sich darüber klar sein, dass ein Verständniss der Vererbungserscheinungen nur auf der angedeuteten Grundlage der Continuität des Keimprotoplasmas überhaupt möglich ist, und nicht nur das auf diesem Felde leicht etwas zweifelhafte Experiment, sondern vorwiegend die richtige Zusammenfassung und Ordnung der feststehenden That-sachen wird darüber zu entscheiden im Stande sein, ob und in wie weit diese Continuität des Keimprotoplasmas vereinbar ist mit der Annahme einer Uebertragung erworbener Eigenschaften des Körpers auf den Keim. Eine solche Uebertragung ist bis jetzt weder thatsächlich erwiesen, noch ist auch nur ihre Annahme als eine nothwendige unwiderleglich dargethan.



UEBER
LEBEN UND TOD.

EINE BIOLOGISCHE UNTERSUCHUNG.

JENA 1884.

V O R W O R T.

Vorliegende Untersuchung ist zuerst als akademisches Programm im Sommer dieses Jahres gedruckt worden, und zwar unter dem Titel: „Ueber die Ewigkeit des Lebens“. Indem ich sie jetzt in erweiterter und vielfach verbesserter Form einem weiteren Kreise vorlege, habe ich zugleich einen Titel gewählt, der mir dem jetzigen Inhalt der Schrift besser zu entsprechen schien.

Der äussere Anstoss zu dieser „biologischen Untersuchung“ wurde durch eine Brochüre von Götte gegeben, in welcher derselbe Ansichten entgegentritt, welche ich früher geäussert hatte. Wenn nun auch diese Entstehung der Schrift die Form einer Entgegnung aufgeprägt hat, so ist doch ihre Absicht nicht etwa blos, die gegnerischen Anschauungen zu widerlegen, sondern vielmehr an der Hand jener Einwürfe die Fragen selbst, um die es sich hier handelt, neu zu beleuchten, die früher schon ausgesprochenen Gedanken besser zu begründen, und womöglich tiefer in das Problem von Leben und Tod einzudringen.

Wenn dabei die Ansichten des Gegners einer scharfen Kritik unterzogen werden, so wird man doch anerkennen, dass dieselbe niemals als Zweck, sondern stets nur als Mittel auftritt, welches den Weg zu richtigerer Erkenntniss anbahnen soll.

Freiburg im Breisgau,

18. October 1883.

Der Verfasser.



In einem auf der 54. Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte zu Salzburg gehaltenen Vortrag „Ueber die Dauer des Lebens“¹⁾ suchte ich darzulegen, dass die Begrenztheit des einzelnen Individuums durch den Tod nicht — wie bis dahin angenommen worden war — eine unvermeidliche und im Wesen des Lebens selbst begründete Erscheinung sei, sondern vielmehr nur eine Zweckmässigkeits-Einrichtung, welche erst dann getroffen wurde, als die Organismen eine gewisse Complication ihres Baues erreichten, mit welcher sich ihre Unsterblichkeit nicht mehr vertrug. Ich wies darauf hin, dass man bei einzelligen Thieren von einem natürlichen Tod nicht reden könne, denn es liege in ihrer Entwicklung kein Abschluss, der dem Tode vergleichbar sei, und besonders sei die Entstehung neuer Individuen nicht mit dem Absterben der alten verbunden, vielmehr geschehe die Vermehrung durch Theilung, und zwar so, dass die beiden Theilstücke einander gleich seien, keines das ältere, keines das jüngere. So komme eine unendliche Reihe von Individuen zu Stande, deren jedes so alt ist, als die Art selbst, deren

¹⁾ Die betreffende Rede ist zuerst in den Verhandlungen der Salzburger Naturforscher-Versammlung abgedruckt, dann aber unter demselben Titel, vermehrt durch einen Anhang im Verlag von Gustav Fischer, Jena 1882 erschienen. Ich werde in Folgendem nur nach der letzteren Ausgabe, als der vollständigeren und verbreiteteren, citiren.

jedes die Fähigkeit in sich trägt, ins Unbegrenzte und unter steten neuen Theilungen weiter zu leben.

Dass den höheren Organismen, den Metazoën, diese Fähigkeit ewiger Dauer abhanden gekommen ist, schien mir auf ihrer Vielzelligkeit und auf der damit verbundenen Arbeitstheilung zwischen den Zellen ihres Körpers zu beruhen. Auch bei ihnen geschieht die Fortpflanzung durch Zelltheilung, aber nicht jede Zelle besitzt das Vermögen, den ganzen Organismus wieder von Neuem hervorzubringen; die Zellen des Gesamtorganismus haben sich vielmehr in zwei wesentlich verschiedene Gruppen gesondert: in die propagatorischen oder Fortpflanzungszellen (Ei- und Samenzelle) und in die Zellen des Körpers im engeren Sinn (Soma), die somatischen Zellen. Nur auf die ersteren ist die Unsterblichkeit der einzelligen Organismen übergegangen, die letzteren müssen sterben, und da sie den eigentlichen Leib des Individuums ausmachen, so stirbt eben auch dieses.

Ich habe nun versucht, diese Thatsache als Anpassung an die allgemeinen Bedingungen des Lebens zu begreifen; mir schien „das Leben nicht desshalb auf ein bestimmtes Maass der Dauer gesetzt, weil es seiner Natur nach nicht unbegrenzt sein könnte, sondern weil eine unbegrenzte Dauer des Individuums ein ganz unzweckmässiger Luxus wäre.“ Bei den einzelligen Organismen war der natürliche Tod nicht möglich, weil Fortpflanzungszelle und Individuum noch ein und dasselbe waren, bei den vielzelligen Thieren wurde er möglich, und „wir sehen, dass er auch eingerichtet wurde“.

Der natürliche Tod erschien mir als eine Anpassungserscheinung nach dem Princip der Nützlichkeit.

Diesen Ansichten, auf deren genauere Auseinanderlegung und Begründung ich noch zurückkommen werde, ist kürzlich Götte entgegengetreten¹⁾.

Nach Götte beruht der Tod nicht auf Zweckmässigkeit, sondern er ist eine im Wesen des Lebens von vornherein

¹⁾ „Ueber den Ursprung des Todes“, Hamburg und Leipzig, 1883.

gelegene Nothwendigkeit, er findet sich desshalb auch nicht blos bei den vielzelligen Thieren, den Metazoën, sondern auch bei den einzelligen, und zwar ist es der Process der Encystirung, in welchem bei diesen der Tod des Individuums erkannt werden muss. Dieser ist ein „Verjüngungsprocess“, der nach kürzeren oder längeren Perioden die Vermehrung durch Theilung unterbricht, und der in einer Auflösung der specifischen Structur des Individuums, in einer Rückbildung desselben zu einer dem Eidotter vergleichbaren organischen, aber nicht lebendigen Masse besteht, um sodann wieder vermöge der in ihm enthaltenen Spannkkräfte und der der bestimmten Zusammensetzung der Masse innewohnenden Bildungsgesetze zu einem neuen Individuum derselben Art zu werden. Dieser „Verjüngungsprocess“ einzelliger Wesen entspricht der Keimbildung der höheren Organismen, und das in ihm enthaltene Todes-Moment wurde durch Vererbung auf die Metazoën übertragen. Der Tod der Metazoën ist also nichts Neues, sondern eine uralte Einrichtung, welche „bis auf die erste Entstehung der organischen Wesen zurückgeht“ (p. 81).

Man sieht schon aus diesem kurzen Résumé, dass die Götte'sche Ansicht der meinigen durchaus entgegengesetzt ist. Da nun nur eine von ihnen die wenigstens in den Grundzügen richtige sein kann, so lohnt es sich wohl, sie gegeneinander abzuwägen. Können wir auch nicht hoffen, über die letzten physiologischen Vorgänge, welche die Träger von Tod und Leben sind, zur Zeit ins Klare zu kommen, so scheint es mir doch recht wohl möglich, über die allgemeineren Ursachen dieser Erscheinungen auch jetzt schon zu einer bestimmten Entscheidung zu gelangen; jedenfalls sind die vorliegenden Thatfachen noch nicht so vollständig durchgedacht, dass es nicht von Nutzen sein könnte, sie noch einmal einer Prüfung zu unterziehen.

„Was haben wir unter Tod zu verstehen“, ist in der That die erste Frage, welche zu unterscheiden ist, ehe man über den „Ursprung des Todes“ reden kann. Götte sagt, „dass wir nicht im Stande sind, diesen allgemeinen

Ausdruck ganz bestimmt und bis ins Einzelne zu erläutern, weil sich der Moment des Todes, oder vielleicht richtiger gesagt, der Moment, wann der Tod vollendet ist, in keinem Fall ganz genau angeben lässt. Wir können nur sagen, dass in dem uns bekannten Tode der höheren Thiere zuerst alle Erscheinungen, welche das Leben des betreffenden Individuums zum Ausdruck brachten, aufhören, und dass in weiterer Folge auch alle den todten Organismus zusammensetzenden Zellen und Gewebselemente absterben, der Auflösung in ihre organischen Bestandtheile anheimfallen.“

Diese Definition könnte nun auch, wie mir scheint, genügen, wenn sie nicht das zu Definirende bereits in sich einschliesse; sie nimmt aber vorweg, dass unter dem „todten Organismus“ ein solcher zu verstehen sei, dessen Gesamt-Lebensleistungen zwar erloschen sind, dessen einzelne Zellen und sonstigen Theile aber noch lebendig sein können. Diese Ansicht wird denn auch später noch genauer begründet, und es ist ja auch in der That keinem Zweifel unterworfen, dass das Aufhören der Lebensthätigkeit des ganzen Metazoön-Organismus selten sofort auch mit dem Einstellen der Lebensfunctionen aller seiner Constituanten verbunden ist. Es fragt sich nur, ob es richtig oder nützlich ist, den Begriff des Todes auf das Aufhören der Gesamtleistungen des Organismus einzuschränken. Gewiss haben wir den Begriff des Todes nur von den höheren Organismen entnommen, und insofern könnte demselben eine Einseitigkeit anhaften, die erst durch genauere wissenschaftliche Vergleichung der etwa entsprechenden Erscheinung bei einzelligen Organismen beseitigt und zu einer umfassenderen Definition erweitert werden müsste. Ohne Zweifel hat die Wissenschaft das Recht, populäre Namen und Begriffe sich anzueignen, und auf Grund tieferer Einsicht zu erweitern oder auch enger einzugrenzen. Allein es sollte dies immer mit Beibehaltung des Grundbegriffes geschehen, nicht aber so, dass schliesslich ganz etwas Neues und Fremdes daraus wird. Der Begriff des Todes, wie er sich von der Beobachtung der höheren Thiere her in allen Sprachen in

voller Uebereinstimmung gebildet hat, bezeichnet aber nicht bloß das Aufhören der Lebensäusserungen des Gesamtorganismus, sondern zugleich auch das Aufhören des Lebens in seinen einzelnen Theilen, wie es sich durch die Unmöglichkeit einer Wiederbelebung kund gibt. Der „postmortale Zellentod“ gehört mit zum Tod, und hat dazu gehört, lange ehe man sich in der Wissenschaft bewusst wurde, dass der Organismus aus einer Menge kleinster Lebensherde zusammengesetzt ist, deren Lebensäusserungen theilweise um einige Zeit die des Gesamtorganismus überdauern können. Gerade die Unfähigkeit, die Gesammterscheinungen des Lebens wieder von Neuem zu beginnen, ist der Punkt, welcher den wirklichen Tod vom blossen Stillstand des Lebens, dem „Scheintod“, unterscheidet, und diese Unfähigkeit hängt eben davon ab, dass der Tod der Zellen und Gewebe dem Aufhören der Gesammterscheinungen des Lebens nachfolgt. Ich würde desshalb den Tod als denjenigen Stillstand des Lebens bezeichnen, dem eine Wiederaufnahme des Lebens, sei es im Ganzen, sei es in einzelnen Theilen, auf die Dauer nicht nachfolgen kann, oder auch kurz als: definitiven Stillstand des Lebens, und ich würde glauben, damit genau das Wesentliche des Begriffes getroffen zu haben, den die Sprache bisher mit dem Worte „Tod“ verband. Es ist dabei zunächst ganz gleichgültig, welche Vorgänge diesen Zustand herbeiführen, ob er in allen Theilen gleichzeitig oder successive, ob er langsamer oder schneller eintritt. Es ist auch für den Begriff selbst ganz gleichgültig, ob wir im einzelnen Falle im Stande sind, zu sagen, ob er schon eingetreten ist oder nicht, der Zustand selbst, den wir mit Tod bezeichnen, ist darum nicht weniger scharf und bestimmt begrenzt. Mag die Raupe von *Euprepia flavia*, welche im Eise eingefroren ist, auch zuerst für todt gehalten werden; wenn sie nach dem Aufthauen wieder weiter lebt und einen Schmetterling liefert, wird man sagen: sie war nur scheinodt, das Leben stand nur einige Zeit still, es war aber nicht ein für allemal aufgehoben. Den unwiderbringlichen Verlust des Lebens eines Organis-

mus, diesen allein nennen wir Tod, und daran sollten wir meines Erachtens festhalten, damit uns nicht der Begriff unter den Händen entschlüpft und werthlos wird, weil wir nicht mehr wissen, was wir damit meinen.

In diese Gefahr aber geräth man, wenn man den „postmortalen Zellentod“ als eine Erscheinung ansieht, die den Tod zwar begleiten, die aber auch fehlen kann. Man könnte sich ja allerdings einen künstlichen Versuch ausdenken, in welchem ein Theil eines bereits getödteten Thieres, etwa der Kamm eines Hahnes, vor dem Eintritt des Zellentodes auf ein anderes lebendes Thier transplantirt, dort weiterlebte und so den Beweis führte, dass ein Weiterleben einzelner Theile doch möglich sei, auch bei Eintritt des wirklichen, auch von mir anerkannten Todes; allein man wird dem auch entgegenhalten dürfen, dass der betreffende Kamm dann einen Theil eines anderen Organismus bildet und dass es kaum der Mühe lohne, in die Definition des Todes noch eine Klausel zu bringen, die diesen Fall mit einschliesse. Denselben Einwurf könnte man ja auch machen, wenn die Transplantation schon am Tage vor dem Tode des Hahnes, oder auch ein Jahr früher gemacht worden wäre.

Götte irrt entschieden, wenn er glaubt, dass die Bildung des Todbegriffes von dem „Stillstand des individuellen Gesamtlebens“ ausging, ohne zugleich auch den des definitiven Stillstandes, den Ausschluss der Möglichkeit einer Wiederaufnahme des Lebens in sich zu fassen. Die „Verwesung“ gehört allerdings nicht ganz nothwendig dazu, insofern ja auch ein Austrocknen¹⁾ oder ein dauerndes Einfrieren im sibirischen Eis (Mammuth), oder das Verdautwerden im Magen eines Raubthiers mit in den Bereich der Möglichkeit gehört; aber der Begriff der Leiche ist allerdings mit dem des Todes unzertrennlich verbunden, und ich muss es auch heute noch für ganz berechtigt halten, wenn

¹⁾ Die Leichen der Mönche auf dem grossen St. Bernhard, oder die getrockneten Leichen in dem bekannten Palermitaner Capuziner-Kloster.

ich den Unterschied zwischen der Theilung eines Infusoriums in zwei Tochterthiere und dem Tode eines Metazoon mit Hinterlassung von Jungen dadurch zum Bewusstsein zu bringen suchte, dass ich das Fehlen einer Leiche beim Theilungsprocess des Infusoriums besonders betonte¹⁾. Dass dieselbe organisirte Masse, welche vorher die Erscheinungen des Lebens hervorbrachte, sie jetzt nicht mehr hervorbringt und niemals mehr hervorbringen wird, das macht den Tod aus, nur dies hat man bisher unter Tod verstanden und nur von dieser Begriffsfassung können wir ausgehen, wenn wir nicht allen festen Boden unter den Füßen verlieren wollen.

Ob nun dieser von den höheren Thieren entnommene Begriff sich unverändert auf die niederen übertragen lässt, oder ob dort Erscheinungen vorkommen, die dem Tod der höheren Thiere offenbar homolog, dennoch aber nach irgend einer Richtung von ihm verschieden sind und somit eine genauere Eingrenzung des Begriffes erfordern, das wäre jetzt zu untersuchen.

Götte findet in dem bei vielen einzelligen Wesen (Monoplastiden) nachgewiesenen Encystirungsprocess das Analogon des Todes. Das betreffende Individuum gehe hierbei nicht nur eine Art Winterschlaf, eine Periode latenten Lebens ein, sondern es verliere, wenn es sich mit der Cyste umgebe, seine bisherige specifische Organisation, werde eine „homogene Masse“ und stelle nun einen „Keim“ dar, aus dem erst wieder durch einen Entwicklungsprocess ein neues Individuum derselben Art hervorgehen könne. Die Theilung des Cysteninhaltes, also die damit verbundene Vermehrung, sei secundärer Natur, das Wesentliche aber an dem Vorgang sei die „Verjüngung“ des Individuums. Diese selbst aber bestehe nicht etwa bloß in einer Umgestaltung des alten Individuums, sondern in dem Absterben des alten und der Neubildung eines anderen Individuums: „Das Mutterthier und seine Nachkommen sind zwei aufeinander folgende Lebens-

¹⁾ Siehe weiter unten.

zustände derselben Substanz, getrennt und zugleich verbunden durch den dazwischenliegenden Verjüngungszustand“ (p. 79); eine „absolute Continuität des Lebens“ besteht nicht, nur die todte organische Substanz vermittelt den Zusammenhang und die „Identität derselben sichert die Vererbung“.

In der Encystirung eine Aufhebung des Lebens zu sehen, ist gewiss kein naheliegender Gedanke, und es fragt sich, was man dafür anführen kann. Nichts Anderes als die Rückbildung der specifischen Organisation bis zu einem gewissen Punkt und das Aufhören der sichtbaren äussern Lebenserscheinungen, der Nahrungsaufnahme und Bewegung. Hält es aber Götte wirklich für eine „unzutreffende“ Deutung, wenn man annimmt, dass trotzdem eine *vita minima* in der vereinfachten Protoplasma-Masse andauere? und bedarf es durchaus hier der mystischen Deutung eines in sich unklaren „Verjüngungsvorgangs“? Sollte wirklich der Sauerstoff der im Wasser enthaltenen Luft nun nicht mehr auf dieselbe organische Substanz einwirken, deren Leben er vorher bedingte und deren Verwesung er jetzt einleiten würde, wäre sie wirklich todt?

Auch ich bin der Meinung, dass die Theilungen des Cysteninhaltes etwas Secundäres sind, die Einkapselung selbst aber ohne nachfolgende Vermehrung das Ursprüngliche und Wesentliche des Vorgangs. Daraus folgt aber gewiss nicht, dass die Encystirung als ein „Verjüngungsprocess“ aufgefasst werden müsste. Was kann denn hier überhaupt „verjüngt“ werden? Die Substanz des Thieres nicht, denn zu dieser kommt Nichts hinzu, und folglich kann auch neue Kraft nicht hinzukommen, ja nicht einmal die Kraftform kann verändert werden, weil eben die Form der Materie nach dem Verlassen der Cyste wieder genau dieselbe ist, die sie vorher war. Ganz etwas Anderes ist es mit der Conjugation, bei welcher man auch von einem Verjüngungsprocess gesprochen hat. Hier kann davon in gewissem Sinne sehr wohl die Rede sein, denn hier findet eine Vermischung der Substanz zweier Individuen in grösserem oder geringerem Betrage statt, die Materie, aus der das einzelne Individuum besteht, wird also thatsächlich ver-

ändert. Bei der blossen Encystirung dagegen liesse sich eine „Verjüngung“ nur etwa im Sinne der Fabel vom Vogel Phönix denken, der sich verbrennt, wenn er alt geworden, um dann aus der Asche wieder neu zu erstehen. Ob diese Idee sich aber auf irgend eine Weise mit der heutigen Physiologie, oder dem Gesetz von der Erhaltung der Kraft in Einklang bringen liesse, möchte ich bezweifeln. Ein altes Haus, dessen Balken morsch, dessen Mauern bröcklig geworden sind, kann man wohl einreissen, aber es aus demselben Material wieder besser aufzubauen, dürfte schwerlich gelingen, selbst wenn man neuen Mörtel, — hier Wasser und Sauerstoff hinzunimmt. Mir erscheint desshalb der „Verjüngungsprocess“ des encystirten Individuums nicht als eine physiologische Vorstellung.

Viel einfacher und natürlicher — allerdings aber auch viel „näher liegend“ — würde es mir vorkommen, wenn man in der Encystirung eine Schutzeinrichtung sehen wollte, deren ursprünglichste Bestimmung einfach die war, einen Theil der Individuen einer Colonie vor dem Untergang durch Eintrocknen oder Erfrieren zu schützen, oder in andern Fällen auch die Fortpflanzung durch Theilung, während derer das Individuum unbehülflicher und feindlichen Angriffen leichter preisgegeben ist, zu schützen oder noch in anderer Weise einen Vortheil zu sichern¹⁾. Gerade der von Götte angeführte Fall des Actinosphærium zeigt ja recht deutlich, dass es sich dabei jedenfalls nicht nur um eine „Verjüngung“ des Individuums handeln kann, da diese doch wohl kaum sechs Monate Zeit beanspruchen würde; diese lange Dauer latenten Lebens vom Sommer bis in das nächste Frühjahr weist wohl

¹⁾ Herr Professor Gruber theilt mir mit, dass er im Hafen von Genua ein neues Infusorium beobachtet habe, welches die Gewohnheit zeigte, sich an einer rasch schwimmenden Copepoden-Art zu encystiren; oft fand er bis zu 10 Cysten an einem dieser Copepoden und beobachtete das Ausschlüpfen ihrer Insassen, wenn das Wasser unter dem Deckgläschen anfang schlecht zu werden. Hier mag also der Vortheil der Encystirung in dem Transport der Cysten durch den Ruderfüssler liegen. Die betreffende Beobachtung wird später genauer veröffentlicht werden.

recht nachdrücklich darauf hin, dass es sich zunächst darum handelte, das Leben der Art über die Wechselfälle einer ungünstigeren Jahreszeit hin zu erhalten¹⁾).

Wenn dabei die spezifische Organisation bis zu einem gewissen Grade rückgebildet wird, so beruht das theilweise gewiss lediglich auf dem Bestreben nach *Raumersparniss* — die Pseudopodien werden eingezogen, die Alveolen schrumpfen und schwinden völlig —, theilweise vielleicht auch auf der Ausscheidung der Cyste selbst, die doch immerhin einen gewissen Substanzverlust setzt²⁾ —, theilweise, und

¹⁾ Mit der hier vertretenen Auffassung des Encystirungs-Processes stimmen die Ansichten hervorragender Protozoen-Forscher im Wesentlichen überein. So sagt Bütschli (Bronn's „Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Protozoa“, p. 148): Der Encystirungsprocess „scheint ursprünglich nicht in direktem Zusammenhang mit der Vermehrung gestanden zu haben. Es scheint im Gegentheil ursprünglich, wie dies auch jetzt thatsächlich noch häufig der Fall ist, entweder zum Schutz des Organismus gegen äussere schädliche Einflüsse, wie Austrocknung oder faulige Verderbniss des Wassers, entstanden zu sein, andererseits jedoch auch, um nach reichlicher Nahrungsaufnahme gewissermassen in ungestörter Ruhe die aufgenommene Nahrung assimiliren zu können.“ Balbiani (Journ. de Micrographie, Tom. V, 1881, p. 293) sagt in Bezug auf die Infusorien: „un petit nombre d'espèces, au lieu de se multiplier à l'état de vie active, se reproduisent dans une sorte d'état de repos, dit état d'enkystement. Ces sortes de kystes peuvent être désignés sous le nom de kystes de reproduction, par opposition avec d'autres kystes, dans lesquels les Infusoires se renferment pour se soustraire à des conditions devenues défavorables du milieu qu'ils habitent, le manque d'air, le dessèchement etc. — ceux-ci sont des kystes de conservation“

²⁾ Dieses ist auch insofern von Bedeutung, als es das einzelne Individuum zur Encystirung zwingen kann, auch wenn die augenblicklich herrschenden äussern Lebensbedingungen dazu keine Veranlassung geben. Die Substanz, welche z. B. ein *Actinosphaerium* zur Ausscheidung seiner dicken Kieselcyste verwendet, muss sich allmählig in ihm angesammelt haben, vermöge der bei dieser Art einmal getroffenen Einrichtung. Man wird aber kaum irren, wenn man annimmt, dass die im Organismus aufgespeicherte Kieselsäure nicht bis zu jedem beliebigen Quantum anwachsen kann ohne Schädigung der sonstigen Lebensvorgänge, dass vielmehr die Ausscheidung einer Cyste erfolgen muss, sobald diese Anhäufung einen bestimmten Grad erreicht hat. So erklärt es sich, wenn Encystirung

wohl zum grössten Theil aber darauf, dass die Encystirung von einer Vermehrung durch Theilung begleitet wird, deren Einleitung mit einer Vereinfachung der Organisation, nämlich mit einer Verschmelzung der in der Vielzahl vorhandenen Kerne nothwendig verbunden zu sein scheint. Nachgewiesenermaassen kommen bei vielen einzelligen Thieren mehrere bis viele Kerne vor, oder wie man auch sagen kann: die Kernsubstanz vertheilt sich in Gestalt kleinerer Stücke durch den ganzen Zellkörper hindurch. Sobald aber das Thier sich zur Theilung anschickt, verschmelzen diese Kernstücke zu einem einheitlichen Kern, und dieser theilt sich dann bei der Theilung des Thiers in zwei gleiche Hälften. Es lässt sich auch einsehen, dass nur auf diesem Wege eine gleiche Theilung der gesammten Kernmasse ausführbar war.

Uebrigens gibt es zahlreiche Fälle, welche beweisen, dass das encystirte Thier genau dieselbe Structur und Differenzirung seiner Körpermasse behalten kann, die es vorher hatte, und zwar während der ganzen Dauer des Encytirungsprocesses. Dahin gehört z. B. das von Gruber beschriebene¹⁾ grosse Infusorium *Tillina magna*, welches die charakteristische Structur seiner Rindensubstanz, sowie die ganze übrige Organisation durch die dünne Cyste hindurch zu jeder Zeit erkennen lässt. Nicht einmal die Bewegung hört auf, vielmehr rotirt das eingekapselte Thier, und später seine zwei oder vier Theilsprösslinge in der engen Cyste lebhaft umher. Hier kann also nicht entfernt davon die Rede sein, dass „jedes Merkmal der vorher bestandenen Organisation verloren gegangen sei“ (Götte p. 62)²⁾.

nicht selten auch dann erfolgt, wenn ein äusserlicher Zwang dazu nicht vorliegt, gerade wie gewisse pfützenbewohnende Krebschen (z. B. *Moina*) in einer bestimmten Generation Dauereier hervorbringen, auch wenn man sie im Zimmer züchtet und vor Kälte, wie vor Austrocknung schützt.

¹⁾ Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 33 Taf. 26 Fig. 19—22.

²⁾ Aber auch für *Actinosphaerium*, auf welches sich Götte hauptsächlich stützt, ist dies nicht erwiesen, vielmehr deuten alle Beobachtungen, die bis jetzt vorliegen, darauf hin, dass das Thier sich einfach auf das

Ich muss desshalb entschieden bestreiten, dass ein encystirtes Individuum im Götte'schen Sinne ein „Keim“ ist, d. h. eine noch unorganisirte organische Masse, welche erst durch einen Entwicklungsprocess zu einem ausgebildeten Individuum werden kann; ich sehe in ihm nichts Anderes, als ein mit Schutzhülle versehenes Individuum, dessen Bau in Anpassung an den engen Raum und die etwa bevorstehende Vermehrung durch Theilung mehr oder weniger vereinfacht, dessen actives Leben auf eine *vita minima*, zuweilen vielleicht auch (beim Einfrieren etc.) auf einen gänzlichen Stillstand reducirt ist.

Dass dieser Zustand in keinem Momente dem entspricht, was ich und mit mir die ganze Menschheit unter Tod verstehe, ergibt sich aus der obigen Definition von selbst, da eben hier ein und dasselbe Wesen zuerst scheinbar todt und dann wieder lebendig ist, da hier ein Ruhe-Zustand vorliegt, aus dem das Leben wieder hervorgeht, möchte es selbst erwiesen sein, dass dasselbe wirklich regelmässig eine Zeit lang suspendirt ist. Von einem solchen Beweis ist aber bis jetzt Nichts erbracht worden, und auch Götte ist wohl lediglich durch theoretische Motive dazu bestimmt worden, einen „Tod“ da eingeschaltet zu erkennen, wo das unbefangene Auge nur eine Ruhepause des Lebens zu erkennen vermag. Offenbar vergisst er dabei ganz, dass seine Deutung einer Controle unterzogen werden kann, indem ja alle einzelligen Wesen doch auch wirklich sterben können; man kann sie künstlich tödten, durch Kochen etwa, und ihr Körper ist dann wirklich todt und kann nicht wieder erweckt werden. Dieser Zustand des Organismus muss sich materiell, d. h. chemisch und physikalisch, unterscheiden vom encystirten Zustand, wenn wir auch die Unterschiede noch nicht im Speciellen anzugeben im Stande

möglichst kleine Volum zusammenzieht. Vergleiche: F. E. Schulze, „Rhizopodenstudien“, I, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 10, p. 328, und Karl Brandt, „Ueber *Actinosphaerium Eichhornii*“, Inaug.-Diss. Halle 1877.

sind, denn unter gleichen äussern Bedingungen entsteht aus beiden Zuständen Verschiedenes. Das encystirte Thier, in frisches Wasser gebracht, ergibt ein lebendes Individuum, das durch Kochen getödtete aber die Zersetzung der todtten organischen Masse durch Fäulniss. Es kann aber nicht gestattet sein, zwei so gänzlich verschiedene Zustände mit demselben Namen zu belegen. Es gibt nur einen Tod, dessen Erscheinung überall die gleiche sein muss, wenn auch seine Ursachen sehr verschieden sein können. Wenn aber der encystirte Zustand nicht identisch ist mit dem wirklichen Tod, wie wir ihn künstlich hervorrufen können, dann gibt es eben bei den einzelligen Organismen einen Tod aus innern Ursachen, einen „natürlichen Tod“, überhaupt nicht.

Damit wäre nun eigentlich die ganze Götte'sche Anschauung widerlegt, welche eben darauf beruht, dass der natürliche Tod schon bei den Monoplastiden vorhanden ist; mit dem Nachweis des Gegentheils wird der weitere Gedankengang hinfällig. Es ist aber trotzdem von Interesse, diesem noch weiter zu folgen, da er auf Vieles führt, was der ferneren Besprechung durchaus werth ist.

Zunächst die Frage, wie der Tod der Monoplastiden¹⁾ sich auf die Polyplastiden übertragen hat, wie es nach Götte geschehen sein soll. Sehen wir einstweilen ganz davon ab, dass die Auffassung des Encystirungsprocesses als Tod nicht anerkannt werden kann, so darf doch immerhin darnach gefragt werden, ob der Tod der Polyplastiden etwa an der Stelle der Encystirung auftritt, oder, falls dies nicht so sein sollte, ob sonst ein dem Encystirungsprocess vergleichbarer Vorgang bei den Polyplastiden vorkommt.

Nach Götte ist der Tod stets an die Fortpflanzung geknüpft, er ist eine Folge derselben sowohl bei den Protozoën,

¹⁾ Die Begriffe der Protozoën und Metazoën decken sich bekanntlich nicht genau mit denen der einzelligen und vielzelligen Wesen, für welche Götte den Namen der Mono- und Polyplastiden vorschlägt.

als bei den Metazoën, die Fortpflanzung hat nach seiner Ansicht geradezu eine „lethale Wirkung“, das sich fortpflanzende Individuum muss sterben. So stirbt die Eintagsfliege, der Schmetterling, nachdem er seine Eier abgesetzt, das Bienenmännchen unmittelbar nach der Begattung, so stirbt die Orthonectide, nachdem sie ihre Keimzellen entleert hat, und die Magosphæra löst sich in Keimzellen auf, so dass Nichts mehr von ihr übrig bleibt, als diese einzelnen Bausteine. Von hier ist es dann nur noch ein Schritt zu den einzelligen Organismen, welche sich als Ganzes in den Keim verwandeln müssen und dazu vorher jenen „Verjüngungsprocess“ eingehen, der eben als Tod gedeutet wird.

Diese Ansichten enthalten mehrfache Trugschlüsse, ganz abgesehen von der Richtigkeit oder Unrichtigkeit ihrer einzelnen Stützpunkte. Nach Götte ist der Encystirungsprocess die eigentliche Fortpflanzung der Monoplastiden, zu der nur secundär erst die Vermehrung durch Theilung hinzukommt und welche nicht entbehrt werden kann, sondern aus tief liegenden innern Gründen immer wieder die blosse Vermehrung durch Theilung unterbrechen muss. Nun ist aber andererseits nach Götte die Theilung des Cysteninhalts ebenfalls erst ein secundärer Vorgang, das Ursprüngliche der Encystirung aber die blosse „Verjüngung“ ohne Vermehrung. So werden wir denn also zu einem Anfangszustand geführt, in welchem die freie Theilung sowohl, als die Theilung des encystirten Individuums noch fehlte, die Fortpflanzung also lediglich in einer stets sich wiederholenden „Verjüngung“ der einmal vorhandenen Individuen ohne Vermehrung bestand. Ein solcher Zustand ist nicht denkbar, weil er mit dem raschesten Untergang der Art verbunden sein müsste, und die ganze Ueberlegung zeigt uns recht deutlich, dass die Theilung der frei lebenden Individuen nothwendiger Weise von Anfang an vorhanden gewesen sein muss, dass also auch sie und nicht der mystische „Verjüngungsprocess“ die eigentliche und ursprüngliche Fortpflanzung der Monoplastiden von jeher

gewesen ist. Gerade der Umstand aber, dass die Encystirung nicht immer mit Theilung des Cysteninhalts verbunden ist, beweist, wie mir scheint, dass die Fortpflanzung nicht das Primäre dabei war, sondern die Sicherung gegen äussere Schädlichkeiten. Es kann sehr wohl sein, dass heute wenige Monoplastiden noch eine unbegrenzte Zahl von Theilungen hintereinander ausführen können, dass vielmehr immer wieder ein Ruhezustand mit Cystenbildung dazwischen tritt, obgleich das ja auch bis jetzt noch keineswegs für alle Arten¹⁾ erwiesen ist. Aber es ist durchaus irrig, daraus auf eine innere Nothwendigkeit der Encystirung im Sinne eines „Verjüngungsvorgangs“ schliessen zu wollen. Die Annahme liegt vielmehr sehr viel näher, dass — wie oben schon angedeutet wurde — hier Anpassungen an den steten Wechsel der Lebensbedingungen, an das Eintrocknen und Einfrieren, vielleicht auch an den in Folge von Uebervölkerung eintretenden Nahrungsmangel an kleinsten Wohnbezirken vorliegen, ganz so, wie bei gewissen niedern Krebsen, den Daphniden, die Ehippien, jene Schutzhüllen der Dauereier, auch immer nach einer bestimmten Zahl von Generationen von Neuem gebildet werden, bei den mit Austrocknung bedrohten Pflanzbewohnern schon bald nach der Gründung einer Colonie, bei den Bewohnern der nie austrocknenden Seen aber nur einmal im Jahre, vor Eintritt des Winters. Hier fällt es Niemandem ein, hinter dieser periodisch in gewissen Generationen eintretenden Hüllenbildung der Eier irgend etwas Anderes zu vermuthen, als eben eine Anpassung an den Wechsel der Lebensbedingungen.

Wenn also auch der „Verjüngungsvorgang“ der Monoplastiden mit Recht dem Tode der höheren Thiere gleichgesetzt werden könnte, so dürfte doch daraus nicht

¹⁾ In der Klasse der Rhizopoden kennt man bis jetzt die Encystirung nur von Süsswasser-Formen, nicht aber bei einer der viel zahlreicheren beschalten Formen des Meeres (vgl. Bütschli, Protozoa, p. 148); die marinen Rhizopoden sind eben dem Austrocknen und Einfrieren nicht ausgesetzt, und damit fallen gerade die stärksten Motive zur Einrichtung eines Encystirungsprocesses wenigstens für die beschalten Arten weg.

abgeleitet werden, dass er aus der Fortpflanzung hervorgehe, denn die Encystirung ist an und für sich noch keine Fortpflanzung, sie wird erst dann zu einer Form der Fortpflanzung, wenn sie sich mit der Theilung des encystirten Thieres verbindet, die freie Theilung ist die ursprüngliche und eigentliche, und auch jetzt noch die hauptsächlichste und fundamentale Form der Fortpflanzung.

So ist denn bei den Monoplastiden die Fortpflanzung nicht mit dem Tode verknüpft, selbst wenn man der Götteschen Ansicht zustimmen und in der Encystirung einen Tod sehen wollte. Auf die Beziehung des Todes zur Fortpflanzung bei den Metazoën komme ich später zurück, hier fragt es sich zunächst, ob die Encystirung, wenn sie auch kein Tod ist, doch ihr Homologon in der höheren Thierwelt hat, und weiter, ob der Tod dort dieselbe Stelle in der Entwicklung einnimmt, wie hier die Encystirung.

Bei den höheren Metazoën kann über das, was man Tod nennen muss, kein Zweifel sein; nicht so selbstverständlich aber ist hier das Objekt des natürlichen Todes, bei dessen Definition man mit der populären Vorstellung nicht auskommt. Es ist nöthig, hier zu unterscheiden zwischen der sterblichen und der unsterblichen Hälfte des Individuums, dem Körper (Soma) im engeren Sinne und den Keimzellen; nur der erstere ist dem natürlichen Tode unterworfen, die Keimzellen aber sind *potentia* unsterblich, insofern sie im Stande sind, unter gewissen günstigen Bedingungen sich zu einem neuen Individuum zu entwickeln, oder anders ausgedrückt, sich mit einem neuen Soma zu umgeben ¹⁾.

¹⁾ Man wird hier nicht einwenden wollen, die Keimzellen könnten deshalb nicht als unsterblich gelten, weil sie ja beim natürlichen Tode des Individuums nicht selten in grösserer Zahl mit zu Grunde gehen. Die Bedingungen, unter welchen allein eine Keimzelle von ihrem Anrecht auf Unsterblichkeit Gebrauch machen kann, sind eben ganz bestimmte und meist nicht leicht erfüllbare (Befruchtung u. s. w.). Gerade darauf beruht es, dass die Keimzellen stets in grosser Uebersahl hervorgebracht werden müssen, wenn die erforderliche Anzahl von Nachkommen einer Art ge-

Wie verhält es sich aber bei den niedrigsten Polyplastiden, bei welchen ein Gegensatz zwischen Körper- und Keimzellen noch nicht besteht? bei welchen jede Zelle, welche den vielzelligen Körper, die Zellencolonie, zusammensetzt, noch alle thierischen Funktionen, also auch die der Fortpflanzung von den Monoplastiden her beibehalten hat?

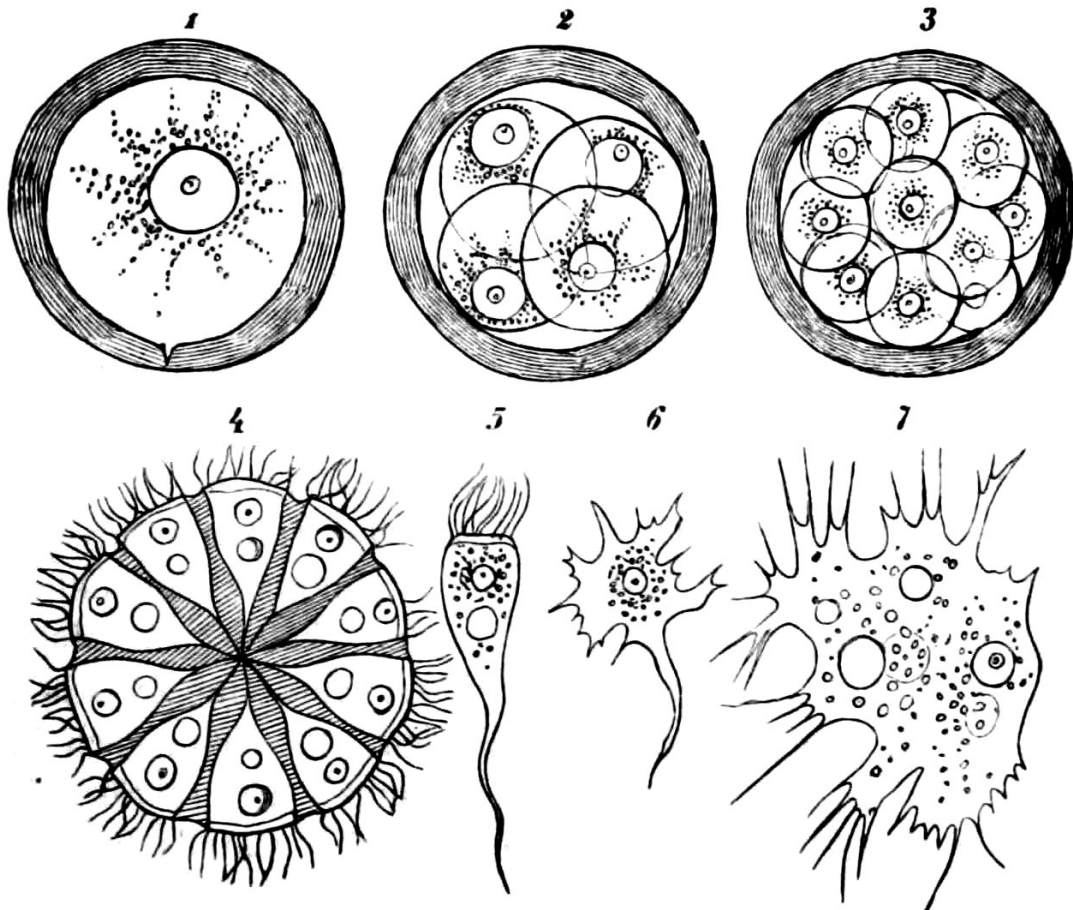
Nach Götte besteht der natürliche Tod dieser von ihm als „Homoplastiden“ passend bezeichneten Wesen in der „Auflösung des Zellverbandes“. Dies wird an Häckel's *Magosphæra planula* erläutert, jener einschichtigen Kugel von Geisselzellen, die in eine gemeinsame Gallerte eingebettet im Meere umherschwimmt. Diese ist jedoch noch kein „vollkommenes oder eigentliches Polyplastid zu nennen, da ihre zelligen Elemente sich zu einer gewissen Zeit von einander lösen und dann im Zustand monoplastider Urthiere selbständig weiterleben“. Als freie Amöben wachsen sie bedeutend heran und encystiren sich dann, um endlich innerhalb der Cyste eine fortgesetzte Zweitheilung, eine Art von Furchungsprocess, durchzumachen, dessen Resultat die flimmernde Zellenkugel ist, von welcher wir ausgingen. In der That ist die *Magosphæra* kein vollkommenes Polyplastid, sondern eine Zwischenform zwischen Poly- und Monoplastiden, wie denn auch ihr Entdecker der Thiergruppe, welche durch sie repräsentirt wird, die Bezeichnung der „Vermittler“, „*Catallacta*“ gegeben hat.

Nach Götte's Anschauung liegt nun bei dieser wirklichen *Magosphæra* der natürliche Tod noch, wie bei den ächten Einzelligen, in dem Verjüngungsprocess der Encystirung; die Auflösung der Flimmerkugel in ihre einzelnen Zellen „kann mit dem natürlichen Tod nicht identisch sein. Beweist doch diese regelmässige Trennung der *Magosphæra*-Zellen von einander, dass ihre Individualität noch nicht völlig auf den ganzen

sichert sein soll. Wenn beim natürlichen Tod des Individuums mitunter auch Keimzellen mitsterben müssen, so spielt hier der natürliche Tod des Soma für die Keimzellen die Rolle einer accidentellen Todesursache.

Verband übergegangen, dieser noch nicht völlig individualisirt ist“. (p. 78.)

Dagegen ist Nichts zu sagen, sobald man sich einmal auf den Standpunkt stellt, in der Encystirung der Monoplastiden einen Tod zu sehen. Nun wird man aber, wie Götte richtig bemerkt, die niedersten Formen der wirklichen



Entwicklung der Magosphæra planula, frei nach Häckel.

1. Encystirte Amöbenform. 2. und 3. Theilungsstadien derselben. 4. Ausgeschlüpfte Flimmerkugel, deren Zellen durch Gallertmasse verbunden sind. 5. Eine der durch Zerfall der Flimmerkugel frei gewordenen Flimmerzellen. 6. Deren Umwandlung zur Amöbenform. 7. Dieselbe mehr herangewachsen.

Polyplastiden sich einfach aus einer Magosphæra-Kugel dadurch ableiten können, dass „der Zusammenhang der Flimmerkugel bis zur Encystirung, d. h. Fortpflanzung der einzelnen Zellen, erhalten bleibt“¹⁾. Und dann läge nach Götte der Tod

¹⁾ a. a. O. p. 47.

„in der allseitigen Trennung der Zellen von einander“, welche sich „wahrscheinlich alle ziemlich gleichzeitig in Keime verwandelten“. Der logische Fehler liegt auf der Hand. Wenn vorher der Tod in der Encystirung der einzelnen Zellen zu Keimzellen lag, so muss er auch jetzt noch darin liegen, denn es ist Nichts geändert als die Dauer des Zellverbandes; ob sich die Zellen aber etwas früher oder später von einander lösen, kann am Wesen der Encystirung nichts ändern. Wenn also der Tod der Monoplastiden in der Encystirung liegt, dann muss er auch bei den Polyplastiden dort liegen, oder vielmehr in den „Verjüngungsvorgängen“, welche nach Götte das Wesen der Encystirung ausmachen. Nicht in der „Auflösung des Zellverbandes“ müsste Götte den Tod dieser niedersten wie der höchsten Polyplastiden finden, sondern in Verjüngungsvorgängen, die sich innerhalb ihrer Keimzellen abspielen. Wenn es im Wesen der Fortpflanzung begründet ist, dass die zur Fortpflanzung bestimmte Zelle zuerst einen „Verjüngungszustand“ durchmacht, der gleich Tod ist, so muss dies für die Fortpflanzungszellen aller Organismen gelten. Auch hinderte ja Nichts, solche „Verjüngungszustände“ für die Keimzellen der höheren Thiere anzunehmen; Götte nimmt sie auch offenbar an, wie aus den letzten Seiten seiner Schrift hervorgeht, auf welchen der Versuch gemacht wird, die Anschauungen von der Verjüngung und vom Keimtode mit den vorher entwickelten Ansichten von der Herleitung des Polyplastidentodes durch „Auflösung des Zellverbands“ einigermaßen in Harmonie zu setzen. Götte hält noch immer an den Ansichten fest, welche er in seiner Entwicklungsgeschichte der Unke dargelegt hat, und nach welchen die Eizelle der höheren Metazoen, um zum „Keim“ zu werden, auch eine Verjüngung durchmachen muss, welche mit Tod verbunden ist. Nach seiner Auffassung¹⁾ ist bekanntlich „das befruchtungsfähige Ei des Bombinator igneus weder im Ganzen, noch zum Theil,

¹⁾ „Entwicklungsgeschichte der Unke“, Leipzig 1875, p. 65.
Weismann, Ges. Schriften.

weder nach der Entstehung, noch nach der fertigen Erscheinung eine Zelle, sondern blos eine wesentlich homogene, in eine äusserlich angebildete Hülle eingeschlossene organische Masse“. Diese Masse ist „unorganisirt und nicht lebend“¹⁾ und auch „für die ersten Entwicklungserscheinungen derselben müssen Lebensvorgänge ausgeschlossen werden“. Somit wird das Leben zwischen zwei auseinander hervorgehenden Individuen stets wieder unterbrochen, wie denn auch in der jetzt erschienenen Schrift ausdrücklich gesagt wird: „Eine Kontinuität des Lebens der bei der Fortpflanzung aufeinander folgenden Individuen besteht im Verjüngungszustand der Monoplastiden so wenig, als in dem daraus hervorgehenden Keimzustande der Polyplastiden“²⁾.

Das ist wenigstens consequent gedacht, wenn auch meiner Ansicht nach nicht nur unerwiesen, sondern auch irrig. Unconsequent und logisch verfehlt aber ist es, wenn nun trotzdem Götte den Tod der Metazoën auf ganz andere Weise herleitet, nämlich von der Auflösung ihres Zellverbandes. Es lag freilich allzusehr auf der Hand, dass der Tod der Metazoën nicht die Keimzellen, sondern das Individuum betrifft, welches sie hervorbringt; er musste also auf einen andern Ursprung des Todes Bedacht nehmen, der denselben dem Körper (Soma) zuschiebt. Wenn es noch irgendwie zweifelhaft sein könnte, dass die Encystirung der Monoplastiden nicht einem Tode entspricht, so würde hierin der Beweis gelegen sein!

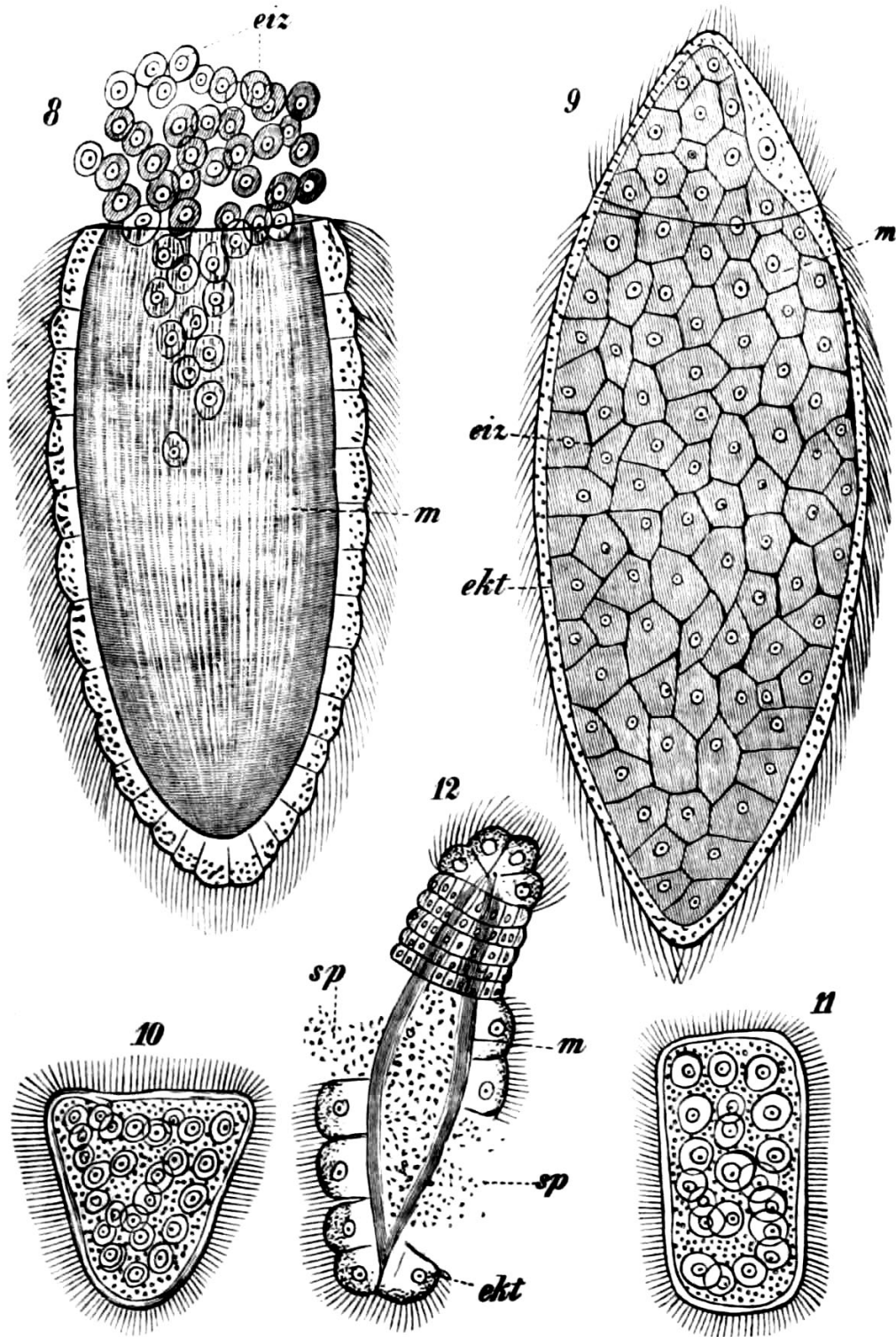
In dieser Herleitung des Polyplastidentodes liegt aber noch eine weitere verhängnissvolle Begriffsverwechselung. Bei den niedersten Polyplastiden, bei welchen die Zellen noch gleichartig sind, bei welchen also auch jede Zelle noch Fortpflanzungszelle ist, soll die Auflösung des Zellverbandes Tod sein, indem dadurch „die Integrität des Mutterindividuum unbedingst aufgehoben wird“ (p. 78). Die Aufhebung eines Begriffes, hier also des Begriffes der Zellencolonie als einer

¹⁾ Ebendasselbst p. 842.

²⁾ „Ursprung des Todes“, p. 79.

höheren Individualitätsstufe, ist aber doch höchstens in tropischem Sinne ein Tod zu nennen und hat mit dem realen Tod, dem wirklichen Absterben eines Individuums, Nichts zu thun. Oder sollte man eine solche Magosphæra nicht etwa durch Kochen, oder sonstwie künstlich tödten können, und wäre der Zustand, der dann einträte, etwa kein Tod? Selbst wenn man den Tod bloß als „Stillstand des Lebens“ definiren will, ist die Auflösung einer Magosphæra-Kugel in viele einzelne, weiterlebende Zellen kein Tod, denn das Leben der organischen Substanz, welches die Kugel bildet, hört dabei nicht auf, sondern äussert sich nur in andern Formen. Es ist ein Sophismus, zu sagen: das Leben hört auf, weil diese Form des Zusammenlebens der Zellen aufhört; in Wahrheit steht das Leben keinen Augenblick still, bei der Auflösung der Magosphæra stirbt nichts Reales, kein Zellcomplex, sondern nur ein Begriff! Homoplastiden, d. h. Zellcolonien, die aus völlig gleichartigen Zellen zusammengesetzt sind, haben überhaupt noch keinen natürlichen Tod, weil eben jede ihrer Zellen noch zugleich Fortpflanzungs- und Körperzelle ist und nicht dem natürlichen Tod verfallen sein kann, soll nicht die Art untergehen.

Richtiger ist es, wenn Götte an jenen merkwürdigen Schmarotzern, den *Orthonectiden*, eine Erscheinungsweise des Todes zu illustriren sucht, insofern es sich bei diesen um einen wirklichen Tod handelt. Hier haben wir es zwar auch noch mit einem sehr niederen Organismus zu thun, aber doch mit einem, der weit über jener hypothetisch zur ächten Homoplastide vervollkommeneten Magosphæra steht, denn hier sind die Zellen nicht mehr alle gleich, welche den Körper zusammensetzen, sondern sie sind verschieden, ja sogar schon zu den primitiven Keimblättern gesondert und zu einer Thierform gestaltet, welche man mit Recht der Gastrulaform gleichsetzen kann. Ganz so einfach, wie sie Götte abbildet (a. a. O. p. 42), sind sie allerdings nicht, sie bestehen nicht bloß aus Ektoderm und Fortpflanzungszellen, sondern das



Orthonectiden, freie Copien nach Julin.

8. Erste Weibchenform; der kappenförmige Vordertheil hat sich losgelöst und die Eizellen treten frei aus. 9. Zweite Weibchenform, *eiz* Eizellen, darüber die Muskellage *m* und das Ektoderm. 10. und 11. Zwei Bruchstücke eines solchen, durch spontane Theilung zerstückelten Weibchens; die Eizellen sind in körnige Masse eingebettet und machen in ihr die Embryonalentwicklung später durch, das ganze Stück ist von Wimperzellen umschlossen. 12. Männchen im Moment der Samenentleerung durch Zerfall des Ektoderms (*ekt*); *sp* Spermatozoen durch die Lücken des Ektoderms austretend, *m* Muskeln.

Entoderm setzt sich nach Julin¹⁾ aus zwei Schichten zusammen, den Keimzellen und einer während der Entwicklung mächtigen Schichte von Muskelzellen, und bei der zweiten Weibchenform sind die Eizellen noch von einer ziemlich mächtigen körnigen Gewebslage umgeben. Doch ist es richtig, dass, besonders im geschlechtsreifen Weibchen der ersten Form, die Hauptmasse nicht nur des Entoderms, sondern auch des gesamten Körpers aus Eizellen besteht, so dass dasselbe einem dünnwandigen, mit Eizellen gefüllten Schlauche gleicht. Die Entleerung der Keimzellen erfolgt durch Bersten des dünnen Ektodermschlauchs, und wenn sie alle entleert sind, so ist die dünne, zerrissene Hülle von Wimperzellen nicht mehr im Stande, weiter zu leben; sie stirbt ab. So wird es wenigstens von Götte angenommen und wahrscheinlich mit Recht. Das wäre also der wirkliche Tod dieser Orthonectiden, und wenn wir einmal dieselben als ursprüngliche niedere Formen (Mesozoën) gelten lassen wollen, so hätten wir also hier, von unten aufsteigend, zum ersten Mal den natürlichen Tod. Schwerlich liegen indessen seine Ursachen so klar vor, als Götte zu glauben scheint, wenn er ihn als eine „nicht nur erfahrungsmässig nothwendige, sondern eine schlechterdings unvermeidliche Wirkung“ der Fortpflanzung bezeichnet. Dies wird dahin erläutert, dass hier das Entoderm lediglich aus Keimzellen bestehe, dass aber das Leben auf dem „physiologischen Zusammenwirken“ von Entoderm und Ektoderm beruhe, folglich aufhören müsse, wenn das gesamte Entoderm bei der Fortpflanzung ausgestossen werde. Ich will davon absehen, dass bei dieser Beweisführung die Anwesenheit eines Mesoderms ganz übergangen wird; mir scheint es aber keineswegs so selbstverständlich vom rein physiologischen Standpunkt aus, dass der Ektodermschlauch mit der Muskelschicht absterben muss, nachdem die Keimzellen

¹⁾ „Contributions à l'histoire des Mesozoaires. Recherches, sur l'organisation et le developpement embryonnaire des Orthonectides.“ Arch. de Biologie, Vol. III, 1882.

ausgetreten sind. Bei denjenigen Weibchen, auf welche Götte hier allein sich bezieht, bleibt dieser Schlauch bis auf eine Kappe am Vorderende, die zum Austritt der Eizellen abgesprengt wird, zunächst ganz unversehrt, und da er nach wie vor in nahrungsreicher Flüssigkeit schwimmt, so wäre doch der Beweis erst zu führen, dass er sich ohne seine Keimzellen nicht ebensogut sollte ernähren können, als vorher mit ihnen.

Warum stirbt er nun dennoch? Meine Antwort darauf lautet einfach: weil seine Zeit um ist, weil seine Lebensdauer auf eine bestimmte Zeit normirt ist, und zwar auf die Zeit bis zur vollendeten Fortpflanzung, weil die physische Constitution dieses Soma so eingerichtet ist, dass es nur bis zur Ausstossung der Keimzellen lebensfähig bleibt und dann abstirbt, mögen auch die äussern Umstände für seine weitere Ernährung noch so günstig sein.

Dass dies die richtige Auffassung ist, wird zweifellos, sobald man auch die Männchen und die zweite Weibchenform ins Auge fasst, denn bei diesen beiden zerfällt der Körper nicht in Folge der Fortpflanzung, sondern als Vorbereitung zu derselben!

Götte nimmt auf die zweite Weibchenform nur in einer Anmerkung Bezug, in welcher er sagt: es scheint „bei einer zweiten weiblichen Form dieser Thiere der ganze Körper erst in mehrere Stücke zu zerfallen, deren Oberhaut allmählig ganz atrophirt und so noch vor der Entleerung der Eier abstirbt.“ Nach der Darstellung Julin's¹⁾, auf welcher auch Götte fusst, verhält sich aber die Sache nicht unwesentlich anders. Die Eier werden nämlich überhaupt nicht entleert, sondern sie machen ihre volle Embryonalentwicklung im Körper der Mutter durch, der sich vorher spontan in mehrere Stücke theilt. Die Eier bilden aber hier auch nicht, wie bei der andern Weibchenform, den einzigen Bestandtheil des Entoderms, sondern sie sind, wie bereits gesagt wurde, ein-

¹⁾ a. a. O. p. 37.

gebettet in eine ziemlich voluminöse feinkörnige Masse, auf deren Kosten, oder doch unter deren Vermittlung sie sich ernähren und während ihrer Entwicklung bedeutend heranwachsen. Aber nicht nur diese körnige Masse, sondern alle Schichten des Mutterkörpers, auch das Ektoderm, bleiben während der Embryonalentwicklung der Jungen erhalten, ja das Ektoderm muss sogar bei der Theilung des Mutterthiers ein Wachsthum eingehen, denn es überzieht die Theilstücke allseitig und vermittelt so durch seine Wimpern das Umherschwimmen in der Leibesflüssigkeit des Wirthes. Später verlieren sich die Wimpern, und das Theilstück des Mutterthiers hängt sich irgendwo in der Leibeshöhle fest; die Jungen machen sich frei, und das Stück vom Soma des Mutterthiers geht wohl zu Grunde durch Zerfall und Resorption¹⁾. Dasselbe scheint also hier von den Embryonen gewissermaassen aufgezehrt zu werden, wie das ja auch sonst wohl vorkommt, wenn freilich auch nur selten. Man wird es schwerlich als eine ursprüngliche Einrichtung betrachten und darauf den Beweis gründen wollen, dass die „Fortpflanzung“ nothwendig von lethaler Wirkung für den Polyplastiden - Organismus sein muss.

Was nun vollends die Männchen betrifft, so schwellt bei ihnen die Samenmasse den Körper durchaus nicht so auf, dass sie seine Wand sprengen und so sich den Austritt erzwingen könnte. Allein die grossen Zellen des Ektoderms atrophiren freiwillig um die Zeit der Geschlechtsreife, sie fallen hier und da ganz ab und der Samen hat freien Austritt. Auch hier ist also der Zerfall des Körpers nicht Folge der Fortpflanzung, sondern die Fortpflanzung kann nur stattfinden, wenn der Zerfall des Körpers ihr vorausgeht!

Man wird in dieser merkwürdigen Einrichtung kaum etwas

¹⁾ Julin spricht sich über diesen Punkt nicht näher aus; auch der Zeitpunkt, in welchem die Ektodermzellen atrophiren, ist nicht ganz klar, was übrigens irrelevant ist für die Ursache des Todes, da die körnige Masse um die Eizellen herum jedenfalls doch auch zum „Soma“ der Mutter gehört.

Anderes sehen können als eine Anpassung der Dauer der Körperzellen an die Fortpflanzung; und diese Anpassung war möglich, weil der Körper nach der Entleerung der Geschlechtsprodukte keinen Werth mehr für die Erhaltung der Art hatte.

Nehmen wir aber selbst an, der Tod der Orthonectiden sei im Götte'schen Sinne eine Folge „der Fortpflanzung“, insofern der einen wie der andern Weibchenform, ja auch den Männchen durch den Austritt der in Menge entwickelten Keimzellen oder Embryonen die physiologische Möglichkeit des Weiterlebens entzogen würde, wie ist es möglich, daraus die Nothwendigkeit des Todes, als einer Folge der Fortpflanzung für sämtliche Polyplastiden ableiten zu wollen? Muss denn der Körper, das Soma, bei allen Metazoën so dürftig entwickelt sein gegenüber der Keimzellenmasse, dass die Ausstossung derselben seinen Tod zur Folge hat? Verhält es sich nicht meistens gerade umgekehrt, so zwar, dass die Masse der Körperzellen die der Keimzellen um das Hundert- und Tausendfache übertrifft? und besitzt nicht der Körper eine so völlige Unabhängigkeit von den Keimzellen in Bezug auf seine Ernährung, dass er durch die Ausstossung derselben nach dieser Richtung hin nicht im allergeringsten nachtheilig afficirt zu werden braucht? Und wenn nun orthonectidenartige Vorfahren ihre geringfügige somatische Hälfte dem Untergange preisgeben mussten nach Ausstossung der Keimzellen, weil dieselbe allein nicht mehr im Stande war, sich zu ernähren, folgt daraus, dass den somatischen Zellen nun die Fähigkeit, weiterzuleben, auf immer entzogen war, auch wenn sie in den phyletischen Nachkommen wieder unter günstigere Bedingungen gelangten? mussten sie nun für alle Zeiten „die Todesnothwendigkeit erben“? woher auf einmal diese principielle Aenderung ihrer Natur, da sie doch vorher — d. h. vor der Differenzirung der Homoplastiden zu Heteroplastiden — die Unsterblichkeit der einzelligen Wesen besaßen?

Und dabei ist noch gar nicht in Rechnung gezogen, dass es doch nur eine Annahme ist, wenn die Orthonectiden als Paradigma der niedersten Metazoën (Heteroplastiden) aufgestellt

werden. Ich will mich auch nicht damit aufhalten, diesen Punkt besonders zu betonen, aber dass diese parasitischen Wesen, wie fast alle Entoparasiten in stärkerem Grade rückgebildet sind, geht schon aus der Art ihrer Gastrulabildung (durch Embolie) hervor, aus dem Mangel eines Mundes und dem eines Magens. Denn dass die Gastrula, wenn sie als selbständige Thierform bestanden hat, ursprünglich Beides besass, kann doch wohl keinem Zweifel unterliegen, und die Masse von Eizellen, welche das Innere der weiblichen Orthonectiden füllt, ist eine Anpassung an die parasitische Lebensweise, welche einerseits einen Magenraum überflüssig machte, andererseits die Hervorbringung einer grossen Zahl von Keimzellen erheischte¹⁾. Dass die Orthonectiden, so wie sie heute sind, nicht frei gelebt haben können, ist sicher, und ebenso, dass ihre Anpassung an den Parasitismus nicht in die ersten Anfänge der phyletischen Metazoën-Entwicklung fallen konnte, denn sie schmarotzten in Seesternen und Nemertinen, d. h. in relativ hoch entwickelten Metazoën. Somit ist es durchaus zweifelhaft, ob die Orthonectiden wirklich Anspruch haben, als typische Formen niederster Heteroplastiden zu gelten und ihre Fortpflanzung als „typisch für die uns unbekannten Stammformen aller Polyplastiden“ (p. 45). Nehmen wir aber selbst ihnen ähnliche Wesen als die ältesten Heteroplastiden an, so müssen diese als frei lebende Thiere

¹⁾ Leuckart findet eine so grosse Aehnlichkeit zwischen den eben ausschlüpfenden Jungen von Distoma und den Orthonectiden, dass er geneigt ist, diese Letzteren für Trematoden zu halten, „die sich trotz ihrer Geschlechtsreife nicht über den Embryonalzustand der Distomeen hinaus entwickelt“ haben („Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels“, Zool. Anzeiger 1881, Nr. 99). In Bezug auf die den Orthonectiden in Lebensweise und Bau ähnlichen Dicyemiden hat schon Gegenbaur („Grundriss d. vergl. Anatomie“) die Ansicht ausgesprochen, sie gehörten zum „Entwicklungskreise von Plattwürmern“; Giard rechnet beide zum „Phylum der Würmer“, indem er sie als stark rückgebildet durch Parasitismus ansieht, und Whitman, der neueste Untersucher der Dicyemiden, spricht sich in seinen vortrefflichen „Contributions to the Life-History and Classification of the Dicyemids“ (Leipzig 1882) in demselben Sinne aus.

einen Magenraum besessen haben, und die Zellen, welche denselben begrenzten, müssen alle oder zum grossen Theil Verdauungszellen, jedenfalls können sie nicht alle Keimzellen gewesen sein, und es ist desshalb die Möglichkeit noch weniger zurückzuweisen, dass aus der blossen Ausstossung der Keimzellen eine Nothwendigkeit des Todes direct für sie nicht resultirte.

Sehen wir nun zu, in welcher Weise Götte es zu motiviren sucht, dass die bei den Orthonectiden zuerst erkennbare Ursache des Metazoën-Todes sich von da auf alle folgenden Metazoën, bis auf die höchsten Formen hinauf fortgeerbt habe. Leider vermisst man eine eigentliche Begründung dieser Annahme, und der Beweis beschränkt sich auf die Zusammenstellung einer Anzahl von Fällen, in welchen Tod und Fortpflanzung ganz oder nahezu der Zeit nach zusammenfallen. Dies würde nun auch dann Nichts beweisen, wenn *post hoc* immer auch *propter hoc* wäre, denn dem stehen eine Menge von Fällen entgegen, in welchen die beiden Momente nicht zusammenfallen. Aber wie ist es überhaupt statthaft, jene Fälle plötzlichen Todes nach der Eiablage oder Begattung, wie sie bei vielen höheren Thieren, besonders bei Insekten, vorkommen und von mir früher zusammengestellt worden sind¹⁾, als Beweise für die „lethale Wirkung der Fortpflanzung“ anzuführen, die doch offenbar Ausnahmen sind? In gewissem Sinn, nämlich in Bezug auf den einzelnen Fall, ist es ja ganz richtig, dass der Tod in Folge der Fortpflanzung eintritt; das Bienenmännchen, welches regelmässig während der Begattung stirbt, erleidet unzweifelhaft den Tod in Folge des übermächtigen Nervenchoques; das Psychidenweibchen, welches alle seine Eier mit einem Male abgelegt hat, stirbt an „Erschöpfung“, mögen wir diese nun physiologisch definiren wie wir wollen und können.

Aber lässt sich nun daraus eine allgemeine lethale Wirkung der Fortpflanzung ableiten, in dem Sinne, den Götte

¹⁾ „Dauer des Lebens“, p. 28, 56 u. f., 90.

damit verbindet, der die Fortpflanzung ausdrücklich und ganz allgemein „für den ausschliesslichen Grund des natürlichen Todes“ erklärt (p. 32)? Ich brauche mich nicht weiter bei den einzelnen Fällen aufzuhalten, sondern wende mich lieber gleich zum Fundament der ganzen Deduktion, denn es lässt sich leicht zeigen, dass dieses ausser Stand ist, den darauf errichteten Bau zu tragen. Die Vorstellung, dass die Fortpflanzung den Tod bedinge, ist nämlich aus ganz heterogenen Thatsachen rein formal zusammengesetzt. Weder das, was unter Tod verstanden wird, bleibt dabei dasselbe, noch die diesen Tod bedingende Wirkungsweise der Fortpflanzung. Die ganze Anschauung geht aus vom Encystirungsprocess; dieser wird als Keimbildung als die „eigentliche“ Fortpflanzung aufgefasst, und da nach Götte's Meinung alle Keimbildung mit einem Stillstand des Lebens verbunden ist, Stillstand des Lebens aber nach seiner Definition gleichbedeutend ist mit Tod, so ist also die Fortpflanzung ihrem ureigensten Wesen nach mit Tod unzertrennlich verbunden. Es ist nothwendig, sich gegenwärtig zu halten, was Götte sich bei diesem Verjüngungsprocess denkt, um zu erkennen, dass es sich hier um etwas gänzlich Anderes handelt, als bei der „lethalen Wirkung der Fortpflanzung“, wie sie eben von Insekten erwähnt wurde. Jene mit der Encystirung und Keimbildung verbundene „Verjüngung“ ist ihm „eine Umprägung des specifischen Protoplasmas, wobei die Identität der Substanz die Vererbung sichert“, ein „wunderbarer Vorgang“, in welchem „die wichtigsten Erscheinungen im ganzen Leben der Thiere und wohl überhaupt aller Organismen, die Fortpflanzung und der Tod, wurzeln“ (p. 81). Mag nun jene „Umprägung“ wirklich existiren, oder nicht, jedenfalls glaube ich oben gezeigt zu haben, dass dieselbe nicht dem Tod der Metazoën entspricht, sondern dass sie, falls sie überhaupt bei den Metazoën vorkäme, in den Keimzellen selbst gelegen sein müsste, ja dass sie Götte selbst auch an andrer Stelle in diese hinein verlegt hat.

Während nun bei den Monoplastiden die Todesursache

in dieser geheimnissvollen Umwandlung des Organismus zum Keim liegt, soll sie bei den Polyplastiden zunächst (bei der hypothetisch zu einem ächten Polyplastiden vervollkommeneten Magosphæra) darin enthalten sein, dass der Organismus sich in die ihn zusammensetzenden Zellen, welche ja alle noch zugleich Keimzellen sind, auflöst, ein Vorgang, der offenbar gar Nichts von dem mystischen Dunkel enthält, welches dem „Verjüngungsprocess“ anhängt, freilich aber auch kein realer Tod ist. Bei der Orthonectidenstufe erfolgt dann der Tod nicht dadurch, dass bei der Zerstreuung der Keimzellen gar nichts mehr übrig bliebe, sondern dadurch, dass nur ein so kleiner, lebensunfähiger Rest des Thieres übrig bleibt, dass er, unfähig sich selbst zu ernähren, nothwendig absterben muss. Von nun an bleibt wenigstens das Object des Todes und der Begriff des Todes der gleiche, allein nun wechselt der Begriff der „Fortpflanzung“. Was hat es mit der „Verjüngung des Protoplasmas“ zu thun, wenn die Rhabditidenweibchen von Ascaris ihren Tod dadurch finden, dass ihre eigene Brut sie auffrisst? (p. 34) liegt da irgend ein tieferer, im Wesen der Fortpflanzung begründeter Zusammenhang zu Grunde? oder wenn die „Redien und Sporocysten der Saugwürmer durch ihre Cercarienbrut in langsam absterbende Schläuche verwandelt werden“? oder wie kann man überhaupt von einem „tödtlichen Einfluss der Fortpflanzung“ bei den Bandwürmern reden, weil „in den reifenden Gliedern derselben in ähnlicher Weise die gesamte Organisation unter dem Einfluss des sich anfüllenden und übermässig wachsenden Fruchthälters sich zurückbildet“. Sie bildet sich zurück in der That, aber gerade nur so weit, als es die Masse der sich entwickelnden Eier verlangt, der Tod tritt aber keineswegs ein, vielmehr kriechen solche reife Bandwurmglieder, wenn sie die nöthige Temperatur haben, noch selbständig umher. Wie kann man aber verkennen, dass es sich in diesem und den vorher erwähnten Fällen um Anpassungen an ganz specielle Existenzbedingungen handelt, um Anpassung an die Massenentwicklung von Keimen in einem Mutterorganismus, der selbst keine

neue Nahrung mehr zu sich nehmen kann, oder der überhaupt überflüssig geworden ist, weil er seine Pflicht der Art gegenüber erfüllt hat? Wenn das ein im Wesen der Fortpflanzung begründeter Tod sein soll, dann kann man auch den Tod des reifen Bandwurmglieds im Magensaft des Schweins, welches ihn frass, als Beweis dafür vorbringen.

Für Götte ist aber der Begriff Fortpflanzung ein Proteus, ganz wie der Begriff des Todes, er ist ihm in jeder Gestalt willkommen, wenn er nur dem Beweis zu dienen scheint. Wenn es wirklich im Wesen der Fortpflanzung läge, den Tod zu bedingen, so müsste dies in einem bestimmten und stets demselben Momente derselben gelegen sein, also etwa in der Nothwendigkeit einer „Umprägung“ des Protoplasmas der Keimzelle, wo dann freilich aber der „Tod“ auch nur in dieser Keimzelle selbst eintreten könnte, oder aber etwa in der Entziehung der Nahrung durch die Masse der wachsenden Keime — also etwa wie der Tod beim Menschen durch übermächtig wuchernde krankhafte Geschwülste erfolgen kann —, oder aber in Folge der Entwicklung der Brut im Mutterleib, die sich übrigens doch nur auf weibliche Thiere beziehen, und schon desshalb keine tiefere und allgemeinere Bedeutung haben kann, oder ferner durch die Ablage selbst der Geschlechtsprodukte, seien es Eier oder Samen, und durch die in Folge davon eintretende Unmöglichkeit weiterer Ernährung (Orthonectiden?), oder schliesslich in dem übermässigen Nervenchoque, den die Ablage der Geschlechtsprodukte veranlasst —. Aber dass nun keines von allen diesen Momenten durchgeht und den Tod überall hervorruft, das beweist doch wohl unwiderleglich, dass der Tod als eine innere Nothwendigkeit nicht aus der Fortpflanzung hervorgeht, sondern dass er nur bald aus diesem, bald aus jenem Motiv mit ihr verknüpft sein kann. Es darf doch auch nicht übersehen werden, dass er in vielen Fällen überhaupt nicht mit ihr verbunden ist, da zahlreiche Metazoën ihre Fortpflanzung mehr oder weniger lange überleben. .

Dass in der That ein dem natürlichen Tod der höheren Thiere entsprechender Vorgang bei den einzelligen fehlt, glaube ich jetzt sichergestellt zu haben; der natürliche Tod beginnt also erst mit den vielzelligen Wesen, und auch unter diesen erst bei den Heteroplastiden. Er muss auch nicht aus einer absoluten inneren Nothwendigkeit, die im Wesen der lebenden Materie begründet ist, eingeführt worden sein, sondern aus Zweckmässigkeitsgründen, d. h. aus Nothwendigkeiten, die nicht schon aus den allgemeinsten Bedingungen des Lebens, sondern aus den speciellen Bedingungen entsprangen, unter welchen gerade die vielzelligen Organismen stehen. Wäre es nicht so, so müssten auch schon die einzelligen Wesen einen natürlichen Tod besitzen. Ich habe früher¹⁾ diese Idee schon ausgesprochen und auch bereits kurz angedeutet, in wiefern mir die Einrichtung des natürlichen Todes für die vielzelligen Wesen zweckmässig zu sein schien. Ich fand den letzten Grund der Normirung der Metazoön auf eine begrenzte und bestimmte Lebensdauer in der Abnutzung, welcher die Individuen im Laufe ihres Lebens unterworfen sind, in Folge derer dieselben unausbleiblich „um so unvollkommener, krüppelhafter werden und um so weniger die Zwecke der Art erfüllen können, je länger sie leben“. Der Tod erschien mir so zweckmässig, „denn abgenutzte Individuen sind werthlos für die Art, ja sogar schädlich, indem sie besseren den Platz wegnehmen“.

Ich halte auch jetzt noch durchaus an dieser Auffassung fest, freilich aber nicht in dem Sinn, als hätte hier ein Kampf zwischen unsterblichen und sterblichen Variationen einer Art stattgefunden. Wenn mich Götte in diesem Sinn verstanden hat, so mag sich dies aus der in jener Rede gewählten kurzen Ausdrucksweise erklären; wenn er mir aber zugleich die Meinung beilegt, solchen hypothetischen, unsterblichen Metazoön eine beschränkte Fortpflanzungszeit zuerkannt zu haben, so wüsste ich nicht, aus welcher Stelle meiner Rede dafür

¹⁾ „Dauer des Lebens“ p. 30 u. f.

ein Beleg beigebracht werden könnte. Nur unter dieser Voraussetzung aber passt der gegen mich gerichtete Vorwurf, einen Selectionsprozess angenommen zu haben, der gar nicht wirksam sein kann, weil der Vortheil, welcher der Art allerdings aus einer Abkürzung der Lebensdauer erwachsen würde, sich nicht in reichlicherer Fortpflanzung der kurzlebigen Individuen geltend machen könne. Gewiss wäre es irrig, zu meinen, „dass es in diesem, sowie in einem jeden ähnlichen Fall zur Erklärung eines Selectionsvorganges genüge, irgend einen Vortheil überhaupt zu construiren“¹⁾. Derselbe muss vielmehr „immer darauf hinauslaufen, dass die betreffenden Formen dauernd auf eine grössere Zahl von Nachkommen vererbt werden, als die andern Formen“. Ich habe indessen überhaupt bisher noch nicht versucht, den Selectionsprozess im Einzelnen auszudenken, durch welchen die somatische Hälfte des Metazoönkörpers auf eine beschränkte Dauer der Existenz normirt wurde; nur das der ganzen Einrichtung zu Grunde liegende allgemeine Princip wollte ich namhaft machen, ohne anzugeben, in welcher Weise dasselbe zur Anwendung gelangte.

Wenn ich jetzt versuche, dies zu thun und die allmälige Entstehung des natürlichen Todes der Metazoön theoretisch zu construiren, so muss ich wiederum mit einem Einwurf beginnen, den mir Götte macht und der sich wiederum auf das Wesen des Selectionsprozesses bezieht.

Da ich den Tod als eine Anpassungserscheinung betrachte, denselben also aus dem Selectionsprincip ableite, so findet Götte²⁾, dass dadurch „die erste Entstehung des erblichen und daher in der betreffenden Organisation nothwendig gewordenen Todes nicht etwa erklärt, sondern bereits vorausgesetzt werde“. „Die Wirkung und Bedeutung des Nützlichkeitsprinzips besteht bekanntlich darin, unter den jeweilig vorhandenen Bildungen und Einrichtungen das Passendste

¹⁾ „Ursprung des Todes“ p. 29.

²⁾ a. a. O. p. 5.

auszulesen, nicht direkt Neues zu schaffen. Jede Neubildung entsteht zuerst ganz unabhängig von einem etwaigen Nutzen, aus gewissen materiellen Ursachen in einer Anzahl von Individuen, um, falls sie sich nützlich erweist und erblich ist, nach den Gesetzen der natürlichen Auslese in der betreffenden Thiergruppe sich auszubreiten. Bei jeder Steigerung ihrer Nützlichkeit in Folge neuer Abänderungen wird diese Ausbreitung zunehmen, endlich sich auf die ganze Gruppe erstrecken. So bewirkt also der Nutzen die Erhaltung und Ausbreitung der Bildung, hat aber mit den Ursachen ihrer Entstehung in den ersten und in Folge der Vererbung in allen übrigen Individuen nicht das mindeste zu thun. In diesen erblichen Ursachen beruht aber gerade die Nothwendigkeit der beregten Bildung, deren Nutzen folglich ihre Nothwendigkeit in keiner Weise erklärt.“

„Dies auf die Entstehung des natürlichen, durch innere Ursachen hervorgerufenen Todes angewandt, würde ergeben, dass derselbe zuerst in einer Anzahl von den ursprünglich unsterblichen Metazoën nothwendig und erblich wurde, ehe von einer Wirkung seiner Zweckmässigkeit die Rede sein konnte; diese Wirkung konnte aber in nichts Anderem bestehen, als dass von den Individuen, welche jene einmal entstandenen Todesursachen erbten, im Kampf um's Dasein immer mehr am Leben blieben und sich fortpflanzten, als von den andern, welche freilich *potentia* unsterblich, aber in jenem Kampfe benachtheiligt und daher den zerstörenden Zufällen mehr ausgesetzt waren. Die gegenwärtige Nothwendigkeit des natürlichen Todes aller Metazoën wäre also — „durch ununterbrochene Erbschaft“ von jenen ersten sterblichen Metazoën abzuleiten, deren Tod aus inneren Ursachen nothwendig wurde, bevor das Nützlichkeitsprincip zu Gunsten seiner Ausbreitung in Thätigkeit treten konnte.“

Ich habe darauf Folgendes zu erinnern. Es ist schon oft gesagt worden, Selection könne nichts Neues schaffen, sondern nur das zur Herrschaft bringen, was ihr zur Wahl geboten werde, das ist aber nur in einem sehr beschränkten Sinne

wahr. Enthält doch die bunte Welt der Thiere und Pflanzen, welche wir um uns sehen, recht Vieles, was man neu nennen dürfte im Vergleich zu den ersten Urwesen, aus denen doch alles Folgende unserer Anschauung nach durch Selectionsvorgänge sich entwickelt hat. Von Blättern und Blüthen, von Verdauungsorganen, Kiemen, Lungen, Beinen und Flügeln, von Knochen und Muskeln war zur Zeit der alleinigen Existenz der Urthiere noch Nichts vorhanden, und doch muss alles Dieses nach dem Selectionsprincip aus ihnen entstanden sein. In gewissem Sinn lag es freilich von vornherein schon in ihnen, nämlich als Möglichkeit, es aus ihnen zu entwickeln, gewiss aber weder vorgebildet, noch als Nothwendigkeit. Zur Nothwendigkeit ist vielmehr gerade dieser thatsächlich eingehaltene Entwicklungsgang eben erst durch die Thätigkeit der Selection geworden, d. h. durch die Auswahl der verschiedenen Möglichkeiten nach ihrer Nützlichkeit, durch die Anpassung der Organismen an die äusseren Lebensbedingungen. Wenn wir also überhaupt einmal das Selectionsprincip annehmen, dann müssen wir auch zugestehen, dass es in der That Neues schaffen kann, wenn auch nicht plötzlich und unvermittelt, sondern immer nur in kleinsten Stufen und auf Grundlage der gegebenen Abänderungen. Diese können nur als kleinste und, wie ich kürzlich zu zeigen versuchte¹⁾, nur als quantitative gedacht werden, und erst durch ihre Häufung kommen grosse Abänderungen zu Stande, d. h. solche, welche auch uns auffällig werden, und die wir als etwas „Neues“ bezeichnen.

Der Vorgang lässt sich etwa den Wanderungen eines Mannes vergleichen, der zu Fuss, also in kleinen Etappen ausgeht von einem bestimmten Punkt auf beliebige Zeit und in beliebiger Richtung. Er hat die Möglichkeit, eine unendliche Menge von Reiserouten zu machen über die ganze Erde hin. Wenn er nun ganz nach seiner Willkür, d. h. nach seinem Nutzen, Gefallen und Interesse gehen kann, vorwärts,

¹⁾ Vergleiche: Aufsatz II, p. 117.

nach rechts und links, auch nach rückwärts, mit grossen und kleinen Ruhepausen, und er dann in einem gegebenen Moment die Wanderung beginnt, so liegt die bestimmte Reiseroute, welche er thatsächlich einhalten wird, schon in ihm, denn bei seinem bestimmten Temperament, Verstand, Erfahrung, Geschmack u. s. w. wird sein Weg in jedem Moment der Wanderung bestimmt sein durch die Umstände, die er dort vorfindet; er wird zurückweichen, wenn er an ein Gebirge kommt, das ihm zu hoch zum Uebersteigen dünkt; er wird nach rechts ausbiegen, wenn ihm der reissende Strom besser nach dieser Seite umgehbar erscheint; er wird rasten, wenn er sich irgendwo behaglich fühlt, dagegen weiter eilen, wenn er sich von Feinden verfolgt weiss, und seine ganze thatsächlich eingeschlagene Route wird somit trotz seiner vollkommen freien Wahl doch eine von vornherein durch den Punkt und den Moment des Ausgangs und die Verhältnisse, welche zu jeder gegebenen Zeit an jedem von ihm berührten Ort herrschen, bestimmte sein; man würde sie voraussagen können, wenn man diese Momente bis ins Einzelste hinein übersähe.

Der Wanderer ist die einzelne Art, die Marschroute entspricht den Veränderungen, welche sie durch Selection erleidet, und diese wird bestimmt durch ihre physische Natur und durch die Lebensbedingungen, in welchen sie sich jeweils befindet; sie kann von jedem Punkt aus, an den sie gelangt, eine Menge verschiedener Abänderungen eingehen, aber in Wirklichkeit wird sie immer nur [die eine thatsächlich eingehen, welche den herrschenden äusseren Umständen nach die für sie nützlichste ist. Sie wird unverändert bleiben, sobald und solange sie mit ihrer augenblicklichen Umgebung in vollkommenem Gleichgewicht steht, und sie wird beginnen wieder abzuändern, sobald dieses Gleichgewicht gestört wird. Es kann schliesslich auch vorkommen, dass trotz aller Bedrängniss durch concurrirende Arten doch keine Umgestaltung mehr eintritt, weil keine der unzähligen kleinsten Abänderungen, die allein nur möglich sind, zum Sieg

verhelfen kann, so etwa wie jener nur auf seine Füße angewiesene Wanderer, wenn er, von übermächtigen Feinden verfolgt, ans Meer gelangt, nothwendig erliegen muss. Ihm könnte nur ein Schiff Hülfe bringen, wie der dem Untergang preisgegebenen Art nur Abänderungen von bedeutendem Belang, die sie eben plötzlich hervorzubringen nicht im Stande ist.

Wie aber der Wanderer sich im Laufe seines Lebens unbegrenzt weit und in den complicirtesten Zickzacklinien von seinem Ausgangspunkt entfernen kann, so auch der Bau einer Urthierform im Verlaufe des irdischen Lebens; wie jener im Beginn seiner langsamen Wanderung aus dem Weichbild seines Ausgangspunktes nicht herauskommen zu können schien, und sich dann doch nach Jahren an weit entfernten Punkten findet, so leiten auch die unscheinbaren Veränderungen, welche die ersten Myriaden von Generationen einer Thierform bezeichneten, in zahllosen weiter noch folgenden Myriaden zu Formen hin, die total verschieden von jenen ersten scheinen und doch ganz allmählig aus ihnen hervorgegangen sind. Das ist eigentlich selbstverständlich und bedarf keines Gleichnisses, trotzdem aber wird es nicht selten ausser Acht gelassen, so gerade in der Behauptung, dass Selection nichts Neues schaffen könne, während sie doch in der That es ist, welche die vielen verschwindend kleinen Schritte der natürlichen Variationen so summirt und combinirt, dass immer wieder Neues daraus hervorgeht.

Wenn man dies auf die Einführung des natürlichen Todes anwendet, so wird man sich den Vorgang vielleicht so vorstellen dürfen, dass schon mit der Differenzirung der Homoplastiden zu Heteroplastiden, also mit Eintreten der Arbeitstheilung bei einer gleichartigen Zellencolonie, der Selectionsprocess sich nicht nur auf die physiologischen Eigenschaften der Nahrungsaufnahme, Bewegung, Empfindung und Fortpflanzung bezog, sondern auch auf die Lebensdauer der einzelnen Zellen; wenigstens insoweit, als es keine unbedingte Nothwendigkeit mehr war, die Fähigkeit unbegrenzter Dauer beizubehalten. Die somatischen Zellen

konnten somit, falls dies sonst vortheilhaft war, eine Constitution annehmen, welche die unbegrenzte Dauer ausschloss.

Man könnte mir einwerfen, dass Zellen, deren Vorfahren die Fähigkeit besaßen, ewig weiter zu leben, unmöglich sterblich im Princip, d. h. aus innern Ursachen, werden könnten, und zwar weder plötzlich, noch allmählig, denn dies würde der Voraussetzung widersprechen, welche ihren Vorfahren und deren Theilungsprodukten die Unsterblichkeit zusprach. Diese Beweisführung ist zwar richtig, aber nur so lange, als die Nachkommen von ein und derselben Art bleiben, nicht aber dann, wenn ein Zeitpunkt eintritt, in welchem die zwei Theilprodukte einer potentia unsterblichen Zelle sich verschieden gestalten, wenn also eine der physischen Constitution nach ungleiche Theilung stattfindet. Nun ist es denkbar, dass die eine Theilhälfte die zur Unsterblichkeit nöthige physische Constitution beibehält, die andere aber nicht, so gut es denkbar ist, dass eine solche auf ewige Dauer eingerichtete Zelle ein Stück von sich abschnürt, welches zwar eine Zeit lang weiter lebt, ohne aber die volle Lebensfähigkeit einer Zelle zu besitzen, oder wie es denkbar ist, dass eine solche Zelle eine gewisse Menge organischer Substanz aus sich ausstösst, die schon todt, d. h. reines Exkret ist, sobald sie den Körper verlässt. So lässt sich auch eine ungleiche wirkliche Zelltheilung denken, bei welcher nur die eine Theilhälfte die Bedingungen der Vermehrung in sich trägt, und ebenso ist es denkbar, dass die Constitution einer Zelle es bedingt, dass sie nur eine bestimmte Lebensdauer haben kann, wie denn Beispiele davon vor Aller Augen liegen, da eine grosse Menge von Zellen der höheren Metazoën in der That durch ihre Funktion zu Grunde gehen. Je specifischer eine Zelle, d. h. je mehr sie nur auf eine bestimmte Funktion eingerichtet ist, um so leichter wird dies vermuthlich der Fall sein, und wer will dann sagen, ob die begrenzte Lebensdauer blos die Folge der hochpotenzirten, einseitigen Leistung, oder aber selbst schon beabsichtigt, d. h. durch anderweitige

Vorthelle bedingt war? Jedenfalls wird man sagen dürfen, dass der Nachtheil der beschränkten Dauer dieser Zellen durch den Vortheil ihrer hochpotenzirten Leistungen aufgewogen wird. Obgleich keine Funktion des Körpers nothwendig die Begrenzung der Lebensdauer des sie tragenden Formelementes erheischt, wie die einzelligen Wesen beweisen, so können doch alle mit einer solchen begrenzten Dauer verbunden werden, ohne dass die Art dadurch Schaden leidet, wie die Metazoën beweisen; nur die Fortpflanzungszellen ertragen eine solche Beschränkung nicht, und bei ihnen allein stellt sie sich auch nicht ein. Sie konnten die Unsterblichkeit aber auch nicht verlieren, falls überhaupt die Metazoën von den unsterblichen Protozoën stammen, weil sie dem Begriff nach nicht verloren gehen kann. Der Körper, das Soma, erscheint unter diesem Gesichtspunkt gewissermaassen als ein nebensächliches Anhängsel der eigentlichen Träger des Lebens: der Fortpflanzungszellen.

Wie es nun also möglich war, dass durch Auswahl der sich bietenden chemisch-physikalischen Variationen des Protoplasmas sich spezifische Körperzellen differenzirten — je eine Art für jede somatische Funktion —, so musste es auch möglich sein, dass gerade solche Variationen zur Herrschaft gelangten, deren Constitution ein Aufhören der Funktionirung nach bestimmter Zeit mit sich brachte. Dies wäre aber dann, wenn man es auf die Gesammtheit der somatischen Zellen bezieht, nichts Anderes als der erste natürliche Tod. Ob man nun die beschränkte Dauer der zu Körperzellen specialisirten Zellen als blosser Folge ihrer Differenzirung anzusehen habe, oder zugleich auch als Folge eines speciell auf Abkürzung ihrer Lebensdauer gerichteten Selectionsprocesses, könnte, wie bereits erwähnt, zweifelhaft scheinen; ich neige mich aber dennoch mehr der letzteren Ansicht zu, denn wenn es nützlich gewesen wäre, dass die somatischen Zellen die ewige Dauer ihrer Vorfahren, der einzelligen Wesen, behalten hätten, so müsste das wohl ebenso gut möglich gewesen sein, als es später noch — bei den höheren Metazoën — möglich

war, dass ihre Lebens- und Fortpflanzungsdauer auf das Hundert- und Tausendfache wieder verlängert wurde. Es lässt sich zum mindesten kein Grund angeben, weshalb es nicht möglich gewesen sein könnte.

Was man sich nun aber hier als die direkten Motive des Selectionsvorgangs zu denken hätte, das ist bei der geringen Kenntniss, welche wir vom Leben und der Fortpflanzung niederster Metazoën haben, schwer zu errathen; worin der direkte Vorthail lag, durch welchen die nur zu begrenzter Dauer befähigte somatische Zelle den Sieg davontrug über die zu ewiger Dauer befähigte, wer wollte wagen, dies mit Bestimmtheit zu sagen? vielleicht eben gerade in der besseren Funktionirung in ihrer speciellen, physiologischen Aufgabe, vielleicht aber auch in einem Plus von Materie und Kraft, welches durch diesen Verzicht der Körperzellen den Fortpflanzungszellen zu gute kam und dem Ganzen grössere Widerstandskraft im Kampf ums Dasein verlieh, als es gehabt hätte, wenn alle Zellen gleich dauerhaft hätten eingerichtet werden müssen. Aber wer vermöchte heute schon in diese innersten Beziehungen der Organismen einen klaren Blick zu thun, zumal wenn es sich um solche niederste Metazoëformen handelt, die, wie es scheint, in der heutigen Lebewelt nur sehr spärlich noch vertreten sind, und deren äussere Lebenserscheinungen wir nur von zwei Arten kennen, deren Abstammung zweifelhaft ist, die aber beide jedenfalls viel von ihrem ursprünglichen Wesen, sowohl in Bau als Funktion, durch Parasitismus verloren haben. Nur die Orthonectiden und Dicyemiden kennen wir einigermaassen; von der einzigen, bis jetzt bekannten frei lebenden Form, dem von F. E. Schulze entdeckten *Trichoplax adhærens* kennen wir die Fortpflanzung noch gar nicht, und auch die übrigen Lebenserscheinungen noch zu wenig, als dass sich darauf irgend Etwas aufbauen liesse.

Hier mag es am Platz sein, noch einmal auf die Ableitung des Metazoöntodes zurückzukommen, wie sie Götte von den Orthonectiden aus versuchte, als er vergass, dass nach seiner

Anschauung der natürliche Tod ja schon von den Monoplastiden her ererbt ist, also nicht noch einmal auf eine ganz neue Weise bei den Polyplastiden entstehen kann. Danach hätte der Tod bei jenen niedersten Metazoën in Folge der Keimentleerung nothwendig eintreten müssen und wäre dann durch seine stete Wiederholung schliesslich erblich geworden. Dabei ist aber nicht zu vergessen, dass die Todesursache in diesem Falle eine rein äusserliche wäre, darin bestehend, dass die übrigbleibenden somatischen Zellen nach Ablösung der Fortpflanzungszellen nicht mehr, oder nicht mehr genügend ernährt werden könnten; also der Grund ihres Absterbens läge nicht in ihrer Constitution, sondern in den ungünstigen Bedingungen, unter welche sie gerathen; wir hätten also hier nicht die Einrichtung des natürlichen Todes, sondern vielmehr einen künstlichen Tod, der sich nur regelmässig bei jedem Individuum zur selben Zeit wieder einstellte, weil es zu gewisser Lebenszeit stets wieder in dieselben ungünstigen Bedingungen seines Weiterlebens gerieth. Es wäre kaum viel anders, als wenn die Lebensbedingungen einer Art es mit sich brächten, dass jedesmal nach einer gewissen Dauer der Existenz der Hungertod über sie hereinbräche. Nun wissen wir aber doch, dass bei den höheren Metazoën der Tod aus rein innern Ursachen eintritt, dass er in der Organisation selbst vorgesehen ist als das normale Ende des Lebens; wir hätten also mit dieser Ableitung nichts gewonnen, sondern müssten dann dem eigentlichen, aus innern Ursachen eintretenden natürlichen Tod in einer späteren Periode der Metazoën-Entwicklung nachspüren.

Allerdings wird es ja an Solchen nicht fehlen, welche glauben, aus dem bei jedem Individuum immer wieder von Neuem und zur selben Zeit eintretenden künstlichen Tod, wie er eben für die Orthonectiden vorausgesetzt wurde, könne mit der Zeit ein natürlicher Tod entstanden sein, allein ich würde einer solchen Ansicht nicht zustimmen können, weil sie die Vererbung erworbener Eigenschaften voraussetzt, die mir nicht nur nicht bewiesen, sondern auch

solange als nicht annehmbar erscheint, als sie nicht direkt oder indirekt erwiesen ist¹⁾. Ich wüsste mir keine Vorstellung davon zu machen, wie es möglich sein sollte, dass dieser angenommene Hungertod der somatischen Zellen sich den Keimzellen derart mittheile, dass sie nun in der folgenden oder einer der folgenden Generationen einen Organismus aus sich entwickelten, dessen somatische Zellen von selbst absterben, wenn die Zeit herankommt, in welcher ihre Vorfahren dem Hungertod erlagen. Ich vermöchte mir davon ebensowenig irgend eine haltbare theoretische Vorstellung zu machen, als davon, dass die Nachkommen eines Katzenpaares, dem man die Schwänze abgehauen hat, schwanzlos geboren werden sollten, oder, um genauer beim Beispiel zu bleiben, den Schwanz in derselben Lebensperiode verlieren sollten, in welcher er den Aeltern abgehauen worden war. Auch würde sich die Begreiflichkeit eines solchen Zusammenhangs dadurch für mich nicht erhöhen, wenn man annähme, die künstliche Schwanzentfernung sei bereits durch Hunderte von Generationen fortgesetzt worden. Mir scheint eine solche, wie überhaupt jede Veränderung nur dann denkbar (und möglich, wenn sie von Innen heraus eingeleitet wird, d. h. wenn sie von Keimesveränderungen ausgeht. Hier also würde ich mir vorstellen, dass bei dem Uebergang der Homoplastiden in Heteroplastiden Keimesvariationen auftraten, welche es den unausgesetzt thätigen Selectionsprocessen möglich machten, die vorher ganz gleichen Zellen der Colonie in ungleiche zu differenziren, und zwar einerseits in vergängliche Körperzellen, andererseits in unsterbliche Fortpflanzungszellen.

Es ist übrigens ausserdem auch eine Täuschung, wenn man glauben wollte, den natürlichen Tod erklärt zu haben, wenn man ihn mit Zuhilfenahme der unbewiesenen Annahme der Vererbung erworbener Abänderungen aus dem Hungertod des *Orthonectiden*-„Soma“ ableitete. Es wäre doch vorher erst zu erklären, warum diese Organismen nur eine

¹⁾ Vergleiche: Aufsatz II.

beschränkte Zahl von Keimzellen hervorbringen, um diese dann auf einmal zu entleeren und so das Soma in seine hülflose Lage zu versetzen! Warum werden denn nicht Keimzellen auf Keimzellen hervorgebracht, wie es doch bei den Monoplastiden indirekt geschah — nämlich in den Generationsfolgen — und wie es bei den Metazoën direkt so vielfach geschieht? Dann würde das Soma nicht absterben müssen, denn nun bliebe ja immer ein junger Satz von Keimzellen zurück und ermöglichte das Weiterleben. Offenbar setzt diese ganze Einrichtung der einmaligen Bildung von Keimen und der plötzlichen Entleerung derselben schon die Hinfälligkeit der somatischen Zellen voraus, es ist eine Anpassung an dieselben, wie diese Hinfälligkeit selbst auch wiederum als eine Anpassung an die einmalige Keimeserzeugung zu betrachten ist. Kurz, es bleibt nichts übrig als die oben schon aufgestellte Annahme, dass mit der Differenzirung der ursprünglich gleichartigen Zellen der Polyplastiden in ungleichartige auch die Hinfälligkeit der somatischen Zellen sich ausbildete. Diese aber ist der erste Anfang des natürlichen Todes.

Zuerst mag die Masse der somatischen Zellen die der Fortpflanzungszellen nur wenig übertroffen haben, und solange blieb die ganze Erscheinung wenig augenfällig; die „Leiche“ war eine sehr kleine, in dem Maasse aber, als die Menge der Körperzellen relativ zunahm, überwog der Körper immer mehr im Gegensatz zu den Keimzellen, und das Absterben desselben erschien dann, wie der Tod der höheren Thiere, nach dem sich der Begriff gebildet hat, als beträfe er das Individuum in seiner Gesamtheit, während doch in Wahrheit auch hier nur die eine Hälfte desselben dem natürlichen Tod verfallen kann, die freilich dann die unsterbliche Hälfte um das Vielfache an Volum übertrifft.

Götte bestreitet, dass der Begriff des Todes nothwendig eine Leiche bedinge. So soll denn auch bei den Orthonectiden der Zellenschlauch, der bei der Entleerung der Keimzellen

zurückbleibt und abstirbt, keine Leiche sein, da er „ebenso wenig wie das isolirte Ektoderm anderer Heteroplastiden den Gesamtorganismus darstellt“ (a. a. O. p. 48). Es mag nun ja der populären Vorstellung durchaus entsprechen, unter einer Leiche den Gesamtorganismus sich vorzustellen, ja, bei gewaltsam erfolgtem Tod ist dies wirklich so, weil dann auch sämtliche Fortpflanzungszellen vom Tode mit betroffen werden; ist man aber einmal zu der Erkenntniss gelangt, dass Fortpflanzungs- und somatische Zellen einander gegenübergestellt werden müssen als sterbliche und unsterbliche Hälfte des Metazoën-Organismus, dann wird man auch zugeben, dass vom natürlichen Tod eben nur die ersteren, d. h. das Soma ohne die Fortpflanzungszellen, getroffen wird. Es ändert daran Nichts, wenn es etwa vorkommen sollte, dass nicht sämtliche Fortpflanzungszellen vor dem Eintritt des natürlichen Todes aus dem Körper entfernt werden. Bei Insekten z. B. gelangen wohl nicht immer alle Keimzellen zur Reife, wenn der natürliche Tod eintritt, und sterben dann mit dem Soma. Das thut aber ihrer ursprünglichen Befähigung zur Unsterblichkeit so wenig Eintrag, als es den wissenschaftlich gefassten Begriff der Leiche verändert. Dieser kann sich beim natürlichen Tod nur auf das Soma beziehen, und wenn dabei Fortpflanzungszellen zuweilen mitsterben, so verfallen sie nicht einem natürlichen Tod, der für sie überhaupt nicht existirt, sondern einem accidentellen: der Tod des Soma hat auf sie die Wirkung einer zufälligen Todesursache.

Es scheint mir auch für den wissenschaftlichen Begriff der Leiche ziemlich gleichgültig, ob das abgestorbene Soma als ein Ganzes einige Zeit bestehen bleibt, oder sofort zerfällt, und ich kann auch hierin Göt te nicht beistimmen, wenn er den Orthonectiden „die Möglichkeit der Bildung einer Leiche“ (in seinem Sinne) abspricht, weil ihr Tod „in einer Auflösung des morphologischen Bestandes des Organismus“ besteht. Wenn die Rhabditis-Brut des *Ascaris nigrovenosa* die Eingeweide ihrer Mutter zerwühlt, zum Zerfall bringt und

endlich aufsaugt, so zerfällt auch der „Gesammitorganismus“, und es möchte schwer sein, anzugeben, wann hier eine Leiche im populären Sinne des Wortes vorliegt; im wissenschaftlichen Sinne aber ist eine vorhanden, das reale Soma des Thieres stirbt ab und dies allein kann als Leiche bezeichnet werden. Dass es aber nicht überflüssig ist, diesen Begriff wissenschaftlich zu verwerthen, erhellt am besten daraus, dass der natürliche Tod nur schwer gefasst werden kann, wenn man nicht den Begriff der Leiche hinzunimmt. Es gibt keinen Tod ohne Leiche, mag dieselbe nun gross oder klein, ein Ganzes, oder zerfallender Detritus sein.

Wenn wir aber den Körper der höheren Metazoën mit dem der niedersten vergleichen, so erkennen wir, dass nicht bloß die Masse und Verwicklung des Baues sich auf Seite des Soma (Körpers) ungemein gesteigert hat, sondern dass noch ein anderes Moment hinzugekommen ist, welches die Dauer desselben um ein Wesentliches verlängert: der Zellenersatz. Die somatischen Zellen haben — ob alle oder nur die der meisten Gewebe steht noch nicht ganz fest — die Fähigkeit bekommen, sich zu vermehren, nachdem schon der Körper aus dem Keim sich fertig aufgebaut hat; die schon histologisch differenzirten Zellen können sich durch Theilung vermehren und so einen Ersatz schaffen für die im Stoffwechsel fort und fort verbrauchten Zellen. Der Unterschied von jenen ersten und niedersten Metazoën liegt also dann darin, dass dort die somatischen Zellen nur in einer Generation auftreten, deren Verbrauch durch den Stoffwechsel zeitlich mit der Entleerung der Fortpflanzungszellen nahezu zusammenfällt, dass hier dagegen eine Reihe von Generationen somatischer Zellen aufeinander folgt. In dieser Weise habe ich bereits früher die Lebensdauer der Thiere dem Verständniss näher zu bringen gesucht, und die verschiedene Dauer des thierischen Lebens von der verschiedenen Zahl von Zellgenerationen abhängig gedacht, auf welche der Körper der verschiedenen Arten normirt ist¹⁾. Man wird noch die ver-

¹⁾ „Dauer des Lebens“ p. 27.

schiedene Lebensdauer jeder einzelnen Zellgeneration hinzunehmen dürfen, die natürlich das Gesamtergebnis wesentlich beeinflusst und die erfahrungsgemäss eine verschiedene ist, nicht nur bei den niedersten Metazoen im Vergleich mit den höchsten, sondern auch bei den einzelnen Zellenarten ein und derselben Thierart.

Durch welche Aenderungen in der physischen Constitution des Protoplasmas jene Aenderungen vor sich gehen in der Dauerfähigkeit der einzelnen Zelle und in ihrer Normirung auf eine grössere oder geringere Zahl von Tochtergenerationen, das ist eine Frage, die für jetzt ganz bei Seite bleiben muss. Ich würde dies als selbstverständlich auch gar nicht erwähnen, wenn nicht jeder Versuch, um einen Schritt tiefer in die allgemeinen Erscheinungen des Lebens einzudringen, stets wieder dem Einwurf begegnete, dass dieser Schritt keinen Werth habe, da man ja doch so Vieles noch unverstanden lassen müsse. Wenn man mit der Klarlegung der hier besprochenen Beziehungen hätte warten wollen, bis man die Molekularstruktur der Zelle, ihre Veränderungen und Folgen übersieht, so würde man wahrscheinlich niemals weder zu dem Einen, noch zu dem Andern gelangt sein, denn nur schrittweise ist ein Eindringen in die verwickelten Vorgänge des Lebens möglich, und nur indem von allen Seiten her die Angriffe aufgenommen werden, kann es gelingen, auch dereinst an die Enträthselung der tieferen Grundlagen des Lebens zu gelangen.

Es scheint mir desshalb immerhin schon ein Fortschritt, wenn wir annehmen dürfen, dass die Dauer des Lebens an die Zahl von Generationen somatischer Zellen gebunden ist, welche sich im Laufe des Einzellebens folgen können, und dass diese Zahl ebenso wie die Dauer der einzelnen Zellgeneration schon in der Keimzelle gegeben ist. Diese Anschauung scheint mir auch insoweit sicher zu stehen, als wir ja sehen, dass in der That die Dauer der einzelnen Zellgeneration und die Zahl derselben sich von den niedersten

bis zu den höchsten Metazoën hin thatsächlich erheblich vergrößert hat.

Ich habe früher schon ¹⁾ zu zeigen versucht, wie genau die Dauer des Lebens den Lebensbedingungen angepasst ist, wie sie verlängert und verkürzt wurde im Laufe der Artenbildung je nach den Lebensbedingungen der Art, kurz wie sie durchaus als eine Anpassung an die Bedingungen des Lebens erscheint; es bleiben mir aber noch einige Punkte zu besprechen, die damals nicht berührt wurden und die geeignet sind, gerade auf die Einrichtung des natürlichen Todes und die Formen, unter denen er auftritt, einiges Licht zu werfen.

Ich habe oben die beschränkte Dauer der Körperzellen bei niedersten Metazoën (Orthonectiden) als Anpassungserscheinung aufgefasst und von einem Selectionsprocess hergeleitet, zugleich auch darauf hingewiesen, dass an und für sich ein ewig lebender Metazoën-Organismus denkbar gewesen wäre. So gut die Monoplastiden sich fort und fort durch Theilung vermehren, so gut hätten es ihre späteren Nachkommen auch dann thun können, als Arbeitstheilung den Gegensatz von Keimzellen und somatischen Zellen hervorgerufen hatte. So gut die Homoplastiden-Zellen fort und fort ihres Gleichen erzeugen konnten, müsste dies auch bei den beiden Arten von Heteroplastiden-Zellen möglich gewesen sein — soweit es einfach nur von der Fähigkeit unbegrenzten Fortpflanzungsvermögens abhängt.

Allein die Existenzfähigkeit organischer Arten hängt eben nicht bloß von den in ihnen liegenden Fähigkeiten ab, sondern zugleich von ihren Beziehungen zur Aussenwelt, und darin liegt die Nothwendigkeit dessen, was wir Anpassung nennen. So ist es in diesem Fall eben nicht denkbar, dass eine homogene oder heterogene Zellen-Colonie vom physiologischen Werthe eines vielzelligen Individuums unbegrenzt anwüchse durch fortgesetzte Vermehrung ihrer Zellen, so wenig als es

¹⁾ Vergl. Aufsatz I.

denkbar wäre, dass ein einzelliges Wesen unbegrenzt zunähme. In dem letzteren Falle setzte ein Theilungsprocess dem Wachsthum seine Grenze, in dem ersteren aber mussten die Ernährungs-, Athmungs-, Bewegungs-Erfordernisse der als Individuum höherer Ordnung zusammengefassten Zellen-Colonie eine ebenso bestimmte Grenze des Wachstums vorschreiben, wie dem einzelnen Monoplastid, und es hindert Nichts, uns diese Normirungen durch einen Selectionsprocess geregelt zu denken. Erst damit aber, dass die Zellen-Zahl innerhalb enger Grenzen bestimmt wurde, konnten sich die Beziehungen der Einzelzellen der Colonie zu einander fest gestalten. Bei Homoplastiden nach Art der *Magosphæra* ordneten sie sich in statu nascenti in bestimmter Weise zu einer Kugel, verbunden durch eine gemeinsame Gallerte; was aber noch wichtiger ist: die Fortpflanzung durch Theilung erfolgte nun nicht mehr nach dem einfachen Rhythmus der einzelligen Wesen fort und fort in der gleichen Weise, sondern es stellte sich ein Rhythmus höherer Ordnung ein, derart, dass jede der Zellen, welche die Colonie zusammensetzte, wenn sie eine bestimmte Grösse erreicht hatte, sich von den übrigen trennte und nun in rascher Folge eine bestimmte Anzahl von Theilungen durchmachte, welche sie in eine neue junge Zell-Colonie umwandelte. Die Anzahl der Theilungen richtete sich nach der Anzahl der Zellen, auf welche die Colonie normirt war, und mag vielleicht mit einer sehr niederen Ziffer begonnen haben. Mit Einführung dieses zweiten höheren Rhythmus der Fortpflanzung war der erste Polyplastiden-Keim gegeben, denn nun war nicht mehr, wie früher, bei den Einzelligen jede Theilung der andern gleichwerthig, sondern bei einer zehnzelligen Colonie unterschied sich die erste Theilung von der zweiten, dritten bis zehnten nicht nur durch die Grösse der Theilprodukte, sondern auch durch die Entfernung vom Ende der Theilungsperiode, die wir nun als Furchungsprocess bezeichnen können.

Es scheint mir dabei ganz nebensächlich, ob der erste Furchungsprocess frei im Wasser, oder innerhalb einer

Cyste vor sich ging, wenn ich auch zugebe, dass möglicherweise schon früh das Bedürfniss hervortrat, solche in Furchung begriffene Keime vor äusserer Gefährdung durch eine schützende Hülle zu sichern.

Was aber den Begriff des „Keimes“ selbst angeht, so wird man ihn im Sinne Götte's nicht annehmen können, und es fragt sich, wie man ihn sonst fassen will. Mir scheint es dem Wortsinn am meisten zu entsprechen, wenn man unter Keim ganz allgemein jede Zelle, Cytode oder Gruppe von Zellen versteht, welche noch nicht den Bau des fertigen Individuums der Art besitzt, wohl aber die Fähigkeit, sich unter gewissen Bedingungen zu einem solchen zu entwickeln. Der Schwerpunkt liegt hier auf dem Begriff der Entwicklung, welcher dem einfachen Wachsthum ohne Umgestaltung der Form gegenüber gestellt ist; eine Zelle, welche blos durch Wachsthum zum reifen Individuum wird, ist kein Keim, sondern eben schon ein Individuum, nur ein kleineres. So z. B. ist ein aus mehrfacher Theilung hervorgegangenes, eingekapseltes Sonnenthierchen kein Keim in diesem Sinne, sondern es ist bereits ein mit allen charakteristischen Merkmalen der Art versehenes Individuum und hat nur eingezogene Theile (die Pseudopodien) wieder zu entfalten oder ausgepresstes Wasser wieder aufzunehmen (Vacuolenbildung), um zum freien Leben wieder befähigt zu sein. Wenn nun aber auch Keime in diesem Sinne des Wortes gewiss nicht ausschliesslich blos den Polyplastiden zukommen, sondern sich auch bei manchen Monoplastiden vorfinden, so scheint mir doch ein bedeutungsvoller und tiefgreifender Unterschied zwischen den Keimen beider Gruppen zu bestehen. Er liegt nicht sowohl in der morphologischen als in der entwicklungsgeschichtlichen Bedeutung des betreffenden Gebildes. Soweit ich die Thatsachen überblicke, sind die Keime der Monoplastiden durchweg secundären Ursprungs, sie sind niemals die phyletische Wurzel der betreffenden Art. So ist z. B. die Sporenbildung, wie sie bei Gregarinen vorkommt, offenbar hervorgegangen aus

einer allmählig gesteigerten und auf den encystirten Zustand concentrirten Theilung des Thieres, veranlasst durch das Bedürfniss einer massenhaften Vermehrung dieser parasitisch lebenden und vielen ungünstigen Zufällen preisgegebenen Wesen. Wären die Gregarinen für freies Leben organisirt, so würden sie eine derartige Fortpflanzung nicht bedürfen, und das encystirte Thier würde sich vielleicht nur in acht, vier oder zwei Theile spalten, oder wie viele Infusorien sich gar nicht theilen¹⁾, so dass die ganze Fortpflanzung dann rein nur auf der Zweitheilung im freien Zustand beruhte.

Die ursprüngliche Art der Fortpflanzung ist bei den Monoplastiden ohne Zweifel die Zweitheilung gewesen, diese verband sich dann mit der ursprünglich ohne Vermehrung verlaufenden Encystirung, und erst, indem die Theilung sich innerhalb der Cyste mehrfach, zuletzt vielfach wiederholte, entstanden so kleine Plastiden, dass ein wirklicher Entwicklungsprocess nöthig wurde, um sie wieder zum fertigen Thier auszugestalten. Damit haben wir dann den allgemeinen Begriff des Keims, wie er eben definirt wurde, dessen Grenzen natürlich keine scharfen sein können, da man einen absoluten Unterschied zwischen blossem Wachsthum und wirklicher, mit Form- und Bauveränderungen verbundener Entwicklung nicht machen kann. Die vielen Plastiden, in welche z. B. die Häckel'sche *Protomyxa aurantiaca* innerhalb ihrer

¹⁾ Für alle diese Annahmen finden sich thatsächliche Belege bei den Infusorien. Das encystirte *Colpoda Cucullus* Ehrbg. theilt sich in 2, 4, 8 oder 16 Sprösslinge; *Otostoma Carteri* in 2, 4 oder 8; *Tillina magna* Gruber in 4 oder 5; *Lagynus* sp. Gruber in 2; *Amphileptus meleagris* Ehrbg. in 2 oder 4, und bei den beiden letzten Arten, wie noch bei manchen andern findet nicht selten auch keine Vermehrung innerhalb der Cyste statt. Während aber bei frei lebenden Infusorien eine noch weiter gehende Vermehrung innerhalb der Cyste nicht vorkommt, beweist uns der interessante Fall des *Ichthyophthirius multifiliis*, Fouquet, dass parasitische Lebensweise auch bei dieser Klasse eine ungemein gesteigerte Vermehrung hervorrufen kann, indem hier das eingekapselte Thier sich in mindestens 1000 Sprösslinge theilt.

Cyste zerfällt, kann man wohl als Keime bezeichnen, allein die Formveränderungen, die sie bis zur jungen *Protomyxa* durchmachen, sind gering und beruhen wohl zum grössten Theil auf der allmäligen Ausbreitung des vorher in der Kapsel birnförmig zusammengedrückten Körpers. Man müsste also genauer hier nur von einfachem Auswachsen der Theilungsproducte des Mutterthiers sprechen und diese selbst nicht als „Keime“, sondern schon als junge *Protomyxen* bezeichnen. Bei der *Gregarina gigantea*, deren Entwicklung E. van Beneden beschrieb, ist dagegen das aus dem Keim (der „Spore“) auskriechende junge Thier wesentlich verschieden von einer Gregarine und macht eine Reihe von Entwicklungsstadien durch, welche erst allmähig zu dieser so charakteristischen Form hinführen.

Hier liegt also eine Entwicklung vor.¹⁾ Diese Art der Keimbildung und Entwicklung kommt aber, wenn nicht ausschliesslich, so doch vorwiegend bei schmarotzenden Monoplastiden vor, und schon allein dieser Umstand deutet auf ihre secundäre Entstehung hin. Jedenfalls unterscheidet sich diese ontogenetische Entwicklung von der der Polyplastiden von Grund aus dadurch, dass sie nicht auf die phyletischen Anfangszustände der Art zurückgeht, sondern umgekehrt uns Zustände vorführt, die erst mit der phyletischen Entwicklung dieser specifischen Formen ins Leben traten. Erst als die Gregarinen entstanden, bildeten sich die Psorospermien, und die amöbenartigen Jungen, welche aus ihnen hervor-

¹⁾ Eine Entwicklung liegt auch bei dem oben erwähnten *Ichthyophthirius* vor. Während bei den übrigen Infusorien die Theil-Sprösslinge des encystirten Thiers diesem völlig ähnlich sind, unterscheiden sie sich hier von diesem durch andere Gestalt, Abwesenheit des Saugmunds, ja sogar anfänglich durch provisorische Haftfäden. Sie können desshalb mit Recht als Keime bezeichnet werden und bilden einen interessanten Beleg zu der phyletischen Entstehung der Keime bei niedern Flagellaten und bei Gregarinen. Vergl. Fouquet, „Arch. Zool. expérimentale“, Tom V, p. 159, 1876.

schlüpfen, dürfen keineswegs als die Urformen der Gregarinen aufgefasst werden, möchten jene auch selbst so ausgesehen haben, sondern als coenogenetische Formen, entstanden aus der Nothwendigkeit, massenhafte und deshalb sehr kleine Keime hervorzubringen, auf deren geringer Substanzmenge, vielleicht aber auch noch auf andern Motiven, wie Wirthswechsel, Wechsel des Mediums u. s. w., die Nothwendigkeit einer wirklichen Entwicklung beruhte. Daraus ergibt sich somit, dass das biogenetische Grundgesetz keine Anwendung findet auf die Monoplastiden, und zwar deshalb, weil sie entweder überhaupt keine eigentliche Ontogenese besitzen, sondern nur Wachsthum, oder aber nur eine coenogenetische Ontogenese¹⁾.

Man ist vielleicht geneigt, diesen Satz dahin einzuschränken, dass doch die Möglichkeit zuzugeben wäre, es könne auch hier gelegentlich einmal eine Ontogenese vorkommen, deren Stadien den phyletischen Stadien der Artentwicklung der Hauptsache nach entsprächen, dass aber die Wiederholung der Phylogenese in der Ontogenese hier immer nur als seltene Ausnahme, nicht als Princip vorkomme.

Genauere Ueberlegung ergibt indessen, dass das Vorkommen solcher Ausnahmen zu den grössten Unwahrscheinlichkeiten gehört. Damit eine solche Ontogenese zn Stande käme, müsste es sich so fügen, dass z. B. ein niederstes Monoplastid, z. B. ein *Moner*, sich gerade zufällig unter

¹⁾ Bütschli hat schon vor geraumer Zeit die allgemeine Gültigkeit des biogenetischen Grundgesetzes bei den Protozoën angezweifelt (vergleiche: „Ueber die Entstehung des Schwärmsprösslings der *Podophrya quadripartita*“, *Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw.* Bd. X, p. 19, Anmerkung); später äusserte Gruber ähnliche Ansichten, indem er den Protozoën eine „Entwicklung“ überhaupt absprach und nur ein Wachsthum zuerkannte („*Dimorpha mutans*“, *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XXXVII, p. 445), ein Satz, der, wie aus dem Obigen hervorgeht, etwas eingeschränkt werden muss, dahin, dass zwar eine Entwicklung vorkommen kann, aber nur eine coenogenetische, keine palingenetische.

solchen äusseren Bedingungen zu einer höheren Form, etwa einem mit Mund, Augenfleck und differenzirter Rindenschicht versehenem Geisselinfusorium entwickelt hätte, dass es vortheilhaft für seine Art-Existenz gewesen wäre, sich nicht wie bisher durch einfache Theilung fortzupflanzen, sondern die vorher etwa schon eingeführte periodische Cystenbildung mit zahlreichen Theilungen innerhalb der Cyste, und mit Bildung von Keimen zu verbinden, deren Kleinheit es entweder nicht erlaubte, dass die jungen Sprösslinge sofort wieder Geisselinfusorien wurden (?), oder die es doch vortheilhaft erscheinen liess, dass sie zunächst als Moneren sich bewegten, ernährten und erst allmähig die complicirtere Structur annahmen. Mit andern Worten: die phyletische Entwicklung müsste genau gleichen Schritt gehalten haben mit der Einführung einer ihr entsprechenden Ontogenese als Anpassung an die gerade obwaltenden Existenzbedingungen, also nicht etwa aus innern Gründen! Da nun auch die Transmutation der Art selbst auf diesen Existenzbedingungen beruht, so würden dieselben gerade derart gewesen sein müssen, dass sie gleichzeitig die Umwandlung der Stammform im Endstadium der Ontogenese und die Beibehaltung derselben als Anfangsstadium durch Einschiebung von Keimen und einer wirklichen Entwicklung bewirkt hätten. Dies wird sich aber kaum jemals so getroffen haben. So würde man dem gewählten Beispiel sofort entgegenhalten können, dass die postulierte Bildung massenhafter Keime bei freilebenden Monoplastiden nicht vorkommt, die parasitischen aber alle weit jüngere phyletische Formen sein müssen, da doch erst ihre Wirthe, niedere oder höhere Metazoën, entstanden sein mussten, ehe sie in dieselben einwandern und sich den Bedingungen parasitischen Lebens anpassen konnten; zu dieser Zeit waren aber die Geisselinfusorien schon entstanden. Noch viel weniger wahrscheinlich wird aber die Beibehaltung oder vielmehr die Hereinziehung der Vorfahren-Formen in den Cyclus einer Ontogenese, wenn es sich nicht bloß um zwei Stadien — wie vorhin angenommen wurde —

handelt, sondern um eine ganze Reihe. Denn sobald die Fortpflanzung nur auf einfacher Theilung des fertigen Thieres beruht, so liegt, wie mir scheint, nicht nur kein Grund vor, wesshalb dann die früheren phyletischen Stadien immer wieder recapitulirt werden sollten, sondern eine solche Recapitulation ist einfach unmöglich. Es ist desshalb nicht zulässig, aus dem abweichenden Jugendstadium eines Monoplastids, z. B. einer Acinete, den Schluss zu ziehen, dass dieses dem phyletischen Jugendstadium entsprechen müsse.

Man nehme z. B. an, die Acineten seien aus Ciliaten entstanden, so wird diese Umwandlung im Laufe fortgesetzter Theilungen des Stamm-Ciliats vor sich gegangen sein müssen, theils verbunden mit Encystirung, theils, und zwar grösstentheils, ohne solche. Zählen wir nach Myriaden von Generationen, so wird vielleicht die erste Myriade nur Saugfüsschen getrieben, die zweite Myriade allmählig auch zur sitzenden Lebensweise gekommen sein, aber während dieser ganzen langen Reihe von Generationen wird immer jede Generation der vorhergegangenen beinahe vollständig geglichen haben und wird immer sofort aus vollständigen, die Species-Charaktere an sich tragenden Individuen bestanden haben.

Diess schliesst nicht aus, dass sich etwa mit der Annahme sitzender Lebensweise auch das Bedürfniss eingestellt haben könnte, zu irgend einer Zeit des Lebens beweglich zu sein und andere Nahrungs- und Wohnplätze aufsuchen zu können. Wenn aber dann statt einfacher Theilung schwärmende Knospensprösslinge gebildet wurden, so beruhte dies nicht auf einer Beibehaltung von Vorfahren-Formen im Cyclus der Ontogenese, sondern auf Einschiebung eines ganz neuen ontogenetischen Stadiums, das zufällig im Besitze von Wimpern u. s. w. mit dem Bau der Vorfahren zusammentraf.

Ich glaube damit hinreichend den obigen Satz motivirt zu haben, dass bei den Einzelligen eine Wiederholung der Phylognese in der Ontogenese principiell nicht vorkommt, noch vorkommen kann.

Bei den Polyplastiden verhält es sich gerade umgekehrt. Hier gibt es, soviel wir wissen, keine Art, welche nicht immer wieder, sei es mit jedem neuen Individuum, sei es in grösseren, mehrere oder viele Individuen umfassenden Perioden, wieder zum Monoplastiden-Stadium zurückkehrte. Dies beginnt bei den niedersten Polyplastiden-Formen, der Magosphæra, den Orthonectiden, und geht hinauf bis zu den höchsten, und bei Letzteren sind immer auch eine ganze Anzahl der phyletischen Zwischenstadien erhalten, mögen auch noch so viele durch Zusammenziehung der Ontogenese ausgefallen oder andere eingeschoben worden sein.

Fragen wir aber nach dem „Warum“ dieser durchgreifenden Einrichtung, so gibt es dafür nur eine, sehr nahe liegende Erklärung; diese ist: die geschlechtliche Fortpflanzung. Wenn wir auch ihre Nothwendigkeit mehr ahnen als wirklich erkennen, so müssen wir sie doch unbedingt zugeben, weil diese Form der Fortpflanzung überall durchgeht, in keiner Thiergruppe fehlt, und bei den wenigen Arten, bei welchen sie durch Parthenogenese ersetzt ist, entweder nur local, d. h. auf diesem oder jenem Wohngebiet (Apus) fehlt, oder überhaupt nur scheinbar, oder aber, falls sie wirklich fehlt (Limnadia, Hermannia), doch unzweifelhaft früher vorhanden war, ohne dass wir jetzt schon ermessen könnten, ob ihr Erlöschen nicht auch Degeneration und Erlöschen der betreffenden Art dereinst nach sich ziehen wird.

Wenn aber das Wesen der geschlechtlichen Fortpflanzung auf der Conjugation zweier gleichwerthiger, aber ungleichartiger, d. h. individuell verschiedener morphologischer Elemente beruht, so lässt sich verstehen, dass vielzellige Wesen eine geschlechtliche Fortpflanzung nur dann haben können, wenn bei ihnen einzellige Entwicklungs-Zustände vorkommen, denn eine Verschmelzung vielzelliger Organismen in ihrer Totalität in der Weise, dass immer die gleichwerthigen Zellen zusammenträfen, scheint unausführbar. So liegt denn in der Nothwendigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung zugleich auch die Nöthigung, immer

wieder zum Ausgangspunkt der Polyplastiden, zur einfachen Zelle zurückzukehren, und allein darauf beruht das biogenetische Grundgesetz. Dieses Gesetz ist somit einzuschränken auf die Polyplastiden, bei den Monoplastiden hat es keine Gültigkeit, und die Andeutungen Götte's, dass auch die Letzteren in der als „Verjüngung“ gedeuteten Encystirung stets zum „Urzustand der Organismen“ zurücksinken müssten, erhalten auch von dieser Seite her keine Stütze.

Ich habe seiner Zeit¹⁾ die Zweckmässigkeit des Todes in letzter Instanz darauf zurückgeführt, dass ewige Dauer des Metazoën-Körpers ein „unnützer Luxus“ sein würde, weil die Individuen sich im Laufe der Zeit nothwendig abnutzen und damit „werthlos, ja sogar schädlich für die Art würden, indem sie Besseren den Platz wegnehmen“. Ich hätte auch sagen können, dass solche beschädigte Individuen schliesslich doch früher oder später einem accidentellen Tode zum Opfer fallen, und von wirklicher Unsterblichkeit keine Rede sein könnte. Es bleibt mir noch übrig, diese Ansicht etwas genauer zu erläutern und auf einen oben schon berührten Punkt nochmals zurückzukommen.

Dass dies nicht das Motiv sein kann, das im Speciellen die Selectionsprocesse leitete, welche die Unsterblichkeit der Monoplastiden in die beschränkte Lebensdauer der Heteroplastiden verwandelten, oder richtiger, welche die Fähigkeit ewiger Dauer bei Letzteren auf die Propagationszellen beschränkte, liegt auf der Hand. An und für sich, theoretisch, liesse sich ja ein Selectionsprocess wohl ausdenken, in welchem sterbliche und unsterbliche Metazoën-Individuen der gleichen Art mit einander kämpften, und der Sieg denjenigen mit beschränkter Lebensdauer zufiele, weil die unsterblichen, je länger sie lebten, um so defecter werden, und um so weniger und schwächlichere Nachkommen erzeugen müssten. Es wird aber Niemand einfallen, eine so plumpe Vorstellung des

¹⁾ Aufsatz I, p. 28 u. f.

Selectionsprocesses zu befürworten. Dennoch aber kommt — wie mir scheint — das hierbei in den Vordergrund gestellte Princip mit in Betracht, ja spielt eine ganz wesentliche Rolle bei Fixirung der Lebensdauer der Metazoën, nur ist seine Wirkung mehr negativer, als positiver Natur.

Wenn die ersten Heteroplastiden schon die Unsterblichkeit ihrer somatischen Zellen aufgaben, so liegt in diesem Verzicht doch Nichts, was die Wiederaufnahme derselben hätte verhindern können. So gut bei der Differenzirung der ersten somatischen Zellen bei niedersten Heteroplastiden die Dauer derselben auf eine einzige Generation normirt werden konnte, so gut musste es möglich sein, dieselbe später, wenn es von Nutzen wurde, auf zwei, drei, auf zahlreiche Generationen wieder zu verlängern, und wenn meine Anschauung von der Lebensdauer der Metazoën begründet ist, so sehen wir sie in der That bei den höheren Metazoën wieder zunehmen, ungefähr in dem Maasse, in welchem die Lebensdauer zunimmt. Wir haben nun durchaus keinen Grund zu der Annahme, dass es nicht möglich sein sollte, die Generationszahl wieder auf unendlich zu normiren, wie es bei den Fortpflanzungszellen der Fall ist, dagegen aber können wir sehr wohl einsehen, dass einer solchen Normirung stets jenes Nützlichkeits-Motiv entgegengestanden wäre, welches oben bezeichnet wurde: krüppelhafte Individuen hervorzubringen, lag zu keiner Zeit im Interesse einer Art, und so konnte auch die ewige Dauer der Individuen bei den Metazoën nie wieder eingeführt werden. Insofern also liegt allerdings der beschränkten Lebensdauer der Metazoën die Werthlosigkeit oder selbst Schädlichkeit der auf ewige Dauer berechneten, aber trotzdem abnutzbaren Individuen ganz allgemein zu Grunde; sie war die Ursache, dass die an und für sich mögliche Unsterblichkeit niemals wieder eingeführt wurde, sie lag der Herrschaft des Todes zu Grunde, ohne aber dessen erste Einzelursache gewesen sein zu müssen; die Hinfälligkeit und Verletzbarkeit des Soma war der Grund, dass von der Natur keine Anstrengungen gemacht wurden,

diese Hälfte des Individuums mit unbegrenzter Lebensdauer auszurüsten.

Götte hält die Fortpflanzung für todbedingend, und in gewissem, ja in mehrfachem Sinne kann sie dies wirklich sein, wenn auch nicht in dem allgemeinen Sinn, in welchem es Götte meint.

Ich suchte oben zu zeigen, dass es für die Erhaltung der Art bei den niedersten Metazoën-Formen sich beinahe von selbst als das Nützlichste ergab, dass ihr Körper auf eine relativ geringe Zahl von Zellen normirt und so eingerichtet wurde, dass alle Keimzellen gleichzeitig reiften und entleert wurden. Es ergab sich daraus dann die Nutzlosigkeit eines Weiterlebens der somatischen Zellen, somit also die Normirung der Lebensdauer derselben auf die Zeit bis zur Ausstossung der Keimzellen. So fielen also Tod (des Soma) und Fortpflanzung zusammen.

Dieses Verhältniss ist nun in einer überaus grossen Zahl von Thierarten höheren Baues beibehalten worden. Nicht immer zwar blieb es bei der einmaligen Reifung von Keimzellen; je grösser und je höher organisirt das Soma wurde, je mehr dasselbe äusseren Gefahren Widerstand leisten, also auch eine längere wirkliche Lebensdauer durchschnittlich erreichen konnte, um so vortheilhafter musste es auch sein, nicht nur die Anzahl der Keimzellen zu vermehren, sondern auch die Zeit ihrer Bildung zu verlängern; so entstand eine Verlängerung der Fortpflanzungszeit, zuerst continuirlich, dann mit Perioden. Es liegt hier nicht in meiner Absicht, im Einzelnen darzulegen, von welchen Umständen diese Verlängerung abhängig zu denken ist, ich möchte vielmehr nur betonen, dass mit der Verlängerung der Fortpflanzung auch eine Verlängerung des Lebens verbunden war, dass aber zunächst noch kein Grund vorlag, das Leben über die Fortpflanzungszeit hinaus zu verlängern, so dass also auch jetzt noch Ende der Fortpflanzungszeit und Tod nahe zusammen fallen mussten.

Eine weitere Verlängerung des Lebens konnte erst dann

eintreten, wenn Brutpflege hinzutrat, deren niederste Formen wir bei solchen Thieren finden, die ihre Keimzellen nicht entleeren, wenn sie die Reife erlangt haben, sondern in sich behalten, so dass sie unter dem Schutz des mütterlichen Organismus die ersten Entwicklungsstadien durchlaufen können. Damit verbindet sich dann bisweilen das Bedürfniss der Keime, einen bestimmten Ort zu erreichen, der allein ihre fernere Entwicklung sichert. So lebt das Bandwurmglied so lange, bis es die Embryonen an Stellen gebracht hat, die denselben eine Möglichkeit bieten, in den Magen eines geeigneten Wirthes passiv versetzt zu werden. Erheblich aber verlängert sich die Lebensdauer erst da, wo wirkliche Brutpflege hinzukommt, und diese Verlängerung geht im Allgemeinen genau parallel der Zeit, welche die Sorge für die Brut in Anspruch nimmt. Gerade in Bezug auf diesen Punkt fehlt es zwar noch sehr an methodisch angestellten Beobachtungen, aber die Thatsache im Allgemeinen kann dennoch nicht zweifelhaft sein. Insekten, deren Fürsorge für ihre Brut mit der passenden Ablage der Eier beendet ist, leben auch nicht länger, als bis zu diesem Moment, und die Dauer ihres Imago-Lebens richtet sich dann danach, ob sie alle Eier auf einmal ablegen, oder ob dieselben periodisch reifen. Insekten dagegen, welche ihre Brut füttern, wie Bienen und Ameisen, haben eine auf Jahre ausgedehnte Dauer des Lebens.

Aber auch die Verlängerung der Fortpflanzung allein kann dieselbe bedeutende Verlängerung des Lebens mit sich bringen, wie die Bienenkönigin beweist. In allen diesen Fällen ist es leicht, sich die Selectionsprozesse vorzustellen, durch welche die Verschiebung der Lebensdauer zu Stande kam, ja, man würde sie genau nachrechnen können, wären die dazu nöthigen Daten bekannt: die physiologischen Kräfte des Körpers und die Beziehungen zur Aussenwelt; also z. B. der auf bestimmte Zeit entfallende Nahrungserwerb und der Kraftaufwand, der zu seiner Herbeischaffung erforderlich, ferner die Vernichtungsziffer, d. h. die Höhe der Wahrscheinlichkeit für das einzelne Individuum, in einer gewissen

Zeiteinheit einem accidentellen Tode zu verfallen; und zwar müsste diese Vernichtungsziffer sowohl für den Imago-Zustand, als für die abgelegten Eier und das Larvenstadium bekannt sein, denn je niedriger sie bei der Imago, je höher sie bei den Eiern und Larven ist, um so mehr wird es *ceteris paribus* vortheilhaft sein, wenn die Zahl der Eier, welche die Imago liefert, vermehrt wird, wenn also eine lange andauernde Ei-production, d. h. eine Verlängerung des Imago-Lebens eingeführt wird. Allein von einer wirklichen Anwendung der Mathematik auf die Erscheinungen des Lebens sind wir auch hier noch weit entfernt, der Faktoren sind zu viele, und der Versuch ihrer exacten Bestimmung hat noch nicht einmal begonnen.

Im Princip aber wird man zugeben dürfen, dass eine Verlängerung und auch eine Verkürzung der Lebensdauer durch Selectionsprozesse möglich ist, und dass sie allein ein Verständniss der genauen Anpassung der Lebensdauer an die Lebensbedingungen ermöglicht.

Dass auch Verkürzungen der normalen Lebensdauer vorkommen, zeigen jene Fälle plötzlichen Todes nach einmaliger reichlicher Eiablage, wie sie bei Insekten beobachtet werden, deren nächsten Verwandten eine über mehrere Tage ausge dehnte Eiablage und also auch ein ebenso langes Imago-Leben besitzen; Beispiele derart lassen sich bei Ephemeriden und Schmetterlingen leicht beibringen, und ich habe deren früher einige ¹⁾ zusammengestellt. Der Windenschwärmer fliegt wochenlang umher, um seine Eier einzeln, bald hier und bald dort abzulegen, und stirbt vermuthlich wie seine Verwandten, der Pappel- und Lindenschwärmer, erst, wenn die Eier alle abgelegt sind, die er überhaupt vermöge seines Ernährungs-Zustandes zur Reife bringen kann; auch Tagfalter fliegen oft mehrere Wochen lang eierlegend umher, viele Spinner aber wie die Saturniden und Gastropacha-Arten legen ihre Eier alle kurz hintereinander ab und sterben dann, und bei den

¹⁾ „Dauer des Lebens“, p. 90.

Psychiden mit parthenogenetischer Fortpflanzung geschieht die Ausstossung der Eier unmittelbar nach dem Ausschlüpfen aus der Puppe, und der Tod folgt sofort nach, so dass das ganze Imago-Leben nur ein paar Stunden währt. Es wird Niemand einfallen, diese Kürze der Lebensdauer für die ursprüngliche Einrichtung bei den Schmetterlingen zu halten, so wenig als die Flügellosigkeit dieser weiblichen Psychiden; die Verkürzung der Lebensdauer liegt hier also klar vor.

Hat man nun aber das Recht, hier von einer lethalen Wirkung der Fortpflanzung zu reden? Gewiss wird man sagen dürfen, jene Insekten sterben an Erschöpfung, ihre Lebenskräfte sind mit dieser letzten Anstrengung der Eiablage, bei Männchen der Begattung verbraucht. Die nächste Ursache des Todes ist in der That die Fortpflanzung, die fernere und tiefere aber ist die Normirung der Lebenskräfte auf die Dauer und die Leistungen der Fortpflanzungsperiode. Dass dem so ist, zeigen am besten jene Spinnerweibchen, welche wie die Saturnien keine Nahrung im Imago-Zustand zu sich nehmen. Sie besitzen noch Mund und einen vollständigen Darm, aber keinen Rüssel mehr und sie nehmen weder einen Tropfen Wasser, noch irgend welche Nahrung zu sich; in schlafähnlichem Zustande verharren sie Tage, ja Wochen lang, bis die Begattung erfolgt ist, dann legen sie die Eier ab und sterben. Gewiss würde die Gewohnheit, nach Art der Schwärmer und Tagfalter Honig aus den Blüthen zu saugen, nicht in Wegfall gekommen sein, wenn nicht der Nahrungsvorrath, welcher vom Raupenleben her in Gestalt des Fettkörpers dem Schmetterling mitgegeben werden konnte, gerade genügt hätte, um das Leben bis zu vollendeter Eiablage zu erhalten. Der Verzicht auf Nahrungsaufnahme ist ein Beweis dafür, dass eine Dauer des Lebens über die Fortpflanzung hinaus hier nicht im Interesse der Arterhaltung lag.

Dass aber der Tod nicht nothwendig als Folge der Fortpflanzung aufzutreten braucht, beweist die bei den höheren Metazoën auftretende Involutions- oder Alters-Periode des

Lebens. Ich glaube es nicht gegen mich gerichtet verstehen zu sollen, sondern gegen die bisher herrschende Meinung, wenn Götte hervorhebt, dass „die Involutionerscheinungen nicht als allgemeine Todesursache der Thiere aufgefasst werden können“, da ich ja selbst zuerst es ausgesprochen habe, „dass dem Tode durchaus nicht immer eine Involution- oder Alters-Periode vorhergeht“¹⁾).

Zu einer eingehenden Erforschung der Ursachen, aus welchen diese Periode bei den höheren Metazoen eingeführt wurde, fehlt noch das Material, ja noch das allerroheste, denn wir wissen noch gar nicht, wo im Thierreiche sie zuerst auftritt, geschweige, dass wir genauer angeben könnten, um wie viel die fortpflanzungsfähige Zeit von der Lebensdauer überragt wird, und welchen Werth diese letzte Lebensstrecke des Individuums für die Existenz der Art hat.

In dieser Richtung werden wir wohl hauptsächlich die Bedeutung der Altersperiode zu suchen haben, und beim Menschen liesse sich ja auch Manches anführen vom Nutzen, den die längere Fürsorge der Aeltern den Kindern bringt, vielleicht auch von den Vortheilen, welche die Mitwirkung älterer Individuen auf die menschliche Gesellschaft, und damit auf die Steigerung ihrer geistigen Kräfte und mittelbar auf die Erhaltung der Art ausübt. Sobald man aber einen Schritt abwärts thut, nur zu den Affen hinab, so mangeln genaue Thatsachen, denn wir wissen nicht, wie alt Affen werden, noch wann ihre Fortpflanzungsperiode zu Ende ist, und werden es auch nicht so bald erfahren.

Ich breche hier meine Betrachtungen mehr ab, als ich sie schliesse, denn es liesse sich noch Vieles sagen über die hier berührten Verhältnisse. Immerhin glaube ich einige wichtige Punkte neu beleuchtet zu haben und möchte die Resultate der Untersuchung in die folgenden kurzen Sätze zusammenfassen:

¹⁾ Aufsatz I, p. 26.

1. Der natürliche Tod kommt allein bei den vielzelligen Wesen vor, die einzelligen besitzen ihn noch nicht; der Encystirungsprocess derselben ist einem Tode in keiner Weise vergleichbar.

2. Der natürliche Tod tritt zuerst auf bei den niedersten Metazoën (Heteroplastiden) durch Normirung sämtlicher Zellen auf eine Generation und der somatischen oder eigentlichen Körperzellen auf beschränkte Dauer; später erst, bei den höheren Metazoën wurden die somatischen Zellen auf mehrere, ja viele Generationen normirt und das Leben verlängerte sich dem entsprechend.

3. Diese Normirung ging Hand in Hand mit der Differenzirung der Zellen des Organismus nach dem Princip der Arbeitstheilung in Fortpflanzungs- und in somatische Zellen und kam durch Selectionsprozesse zu Stande.

4. Das biogenetisches Grundgesetz gilt nur für die vielzelligen Wesen, auf die einzelligen findet es keine Anwendung; und zwar beruht dies einerseits auf der Fortpflanzung durch Theilung bei den Monoplastiden (Einzelligen), andererseits auf der durch die geschlechtliche Fortpflanzung bedingten Nothwendigkeit der Beibehaltung eines einzelligen Entwicklungszustandes bei den Polyplastiden (Vielzelligen).

5. Wie der Tod selbst, so beruht auch die kürzere oder längere Dauer des Lebens lediglich auf Anpassung; der Tod beruht nicht auf einer Ureigenschaft der lebenden Substanz, auch ist er nicht mit der Fortpflanzung nothwendig verbunden, oder gar eine nothwendige Folge derselben.

Zum Schluss mag der bisher nur zwischen den Zeilen versteckte Gedanke Ausdruck finden, dass auch umgekehrt die Fortpflanzung nicht erst mit dem Tode eingeführt wurde, dass sie vielmehr in Wahrheit eine Ureigenschaft der lebenden Materie ist, wie das Wachsthum, aus welchem sie hervorging,

dass ohne sie Leben so wenig als etwas Dauerndes zu denken ist, als ohne die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme und des Stoffwechsels. Das Leben ist aber ein dauerndes, nicht ein periodisch unterbrochenes; seitdem dasselbe in den niedersten Formen zuerst auf der Erde aufgetreten ist, hat es ohne Unterbrechung fortgedauert, nur seine Formen haben gewechselt, und alle Individuen aller, auch der höchsten Formen, welche heute leben, leiten sich in ununterbrochenem Zusammenhang von jenen niedersten und ersten ab; es besteht eine vollkommene Continuität des Lebens.



DIE
CONTINUITÄT DES KEIMPLASMAS
ALS GRUNDLAGE EINER
THEORIE DER VERERBUNG.

JENA 1885.

VORWORT.

Die in der vorliegenden Schrift entwickelten Gedanken wurden zuerst in vergangenem Winter in einer vor Studirenden der hiesigen Universität abgehaltenen Vorlesung ausgesprochen und bald darauf, d. h. im Februar und Anfang März, in ihrer jetzigen Form niedergeschrieben. Ich erwähne dies, weil man ohne Kenntniss dieses Umstandes vielleicht geneigt sein könnte, mir eine etwas ungleiche Berücksichtigung der neuesten Schriften über verwandte Fragen vorzuwerfen. So erhielt ich die Schrift von Oscar Hertwig: „Zur Theorie der Vererbung“, erst nach dem Niederschreiben meiner Arbeit, und ich habe desshalb weniger Bezug auf sie nehmen können, als es sonst wohl geschehen wäre. Auch der Aufsatz von Kölliker über „Die Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung“ erschien erst nach Vollendung meines Manuscriptes. Die sachliche Behandlung der betreffenden Fragen ist indessen durch diesen Umstand nicht berührt worden, da ich mich in dem wesentlichsten Punkt, der Bedeutung des Kerns, mit den beiden genannten Forschern in Uebereinstimmung befinde, solche Punkte aber, in denen meine Auffassung nicht mit der ihrigen zusammentrifft, durch Einschaltungen noch zur Sprache gebracht werden konnten.

Freiburg i. Br., den 16. Juni 1885.

Der Verfasser.

INHALTSÜBERSICHT.

	Seite
Einleitung	197
I. Begriff des Keimplasmas	208
Historische Entwicklung der Ansicht von der Localisation des Keimplasmas im Kern.	211
Das „Idioplasma“ Nägeli's ist nicht identisch mit meinem „Keimplasma“	215
Eine Rückverwandlung von somatischem Idioplasma zu Keim-Idioplasma findet nicht statt	220
Bestätigung der Bedeutung der Kernsubstanz durch Re- generationsversuche von Nussbaum und Gruber an In- fusorien	222
Das Nucleoplasma verändert sich gesetzmässig während der Ontogenese.	223
Die von Strasburger angenommene Identität der Tochter- kerne bei der indirekten Kerntheilung kein Postulat der Theorie	224
Allmälige Abnahme der Complicirtheit der Kernstructur während der Ontogenese	230
Nägeli's Ansicht von den „Anlagen“ im Idioplasma	231
Wie entstehen Keimzellen aus somatischen Zellen	234
Der Begriff der „embryonalen“ Zellen im fertigen Organismus	237
Die Wahrscheinlichkeitsrechnung spricht gegen die Rückverwand- lung somatischen Idioplasmas in Keimplasma	239
Phylogenetische Begründung der Ansicht vom Kreislauf des Idioplasmas durch Nägeli	242
Die Keimzellen sind phylogenetisch nicht am Ende der Onto- genese entstanden.	243
Sie entstanden am Anfang, später aber traten Verschiebungen ein	247
Eine Continuität der Keimzellen besteht heute meistens nicht mehr	249
Wohl aber eine Continuität des Keimplasmas	252
Strasburger's Einwurf gegen meine Annahme von der Ver- sendung des Keimplasmas auf bestimmten Wegen	252
Der Zellkörper kann unverändert bleiben bei Veränderung des Kerns	254
Denkbar, dass allen somatischen Kernen Keimplasma bei- gemengt wäre	255

	Seite
II. Die Bedeutung der Richtungskörperchen	257
Die Eizelle enthält zweierlei Idioplasma, Keimplasma und histogenes Plasma	258
Die Ausstossung der Richtungskörper bedeutet die Entfernung des histogenen Plasmas	259
Die andern Theorien über die Bedeutung der Richtungskörper	260
Vorkommen der Richtungskörper	263
Gibt es solche bei den männlichen Keimzellen.	265
Zweierlei Kernplasmen auch in der Samenzelle	265
Nachweis von Richtungskörpern bei Pflanzen	269
Morphologische Wurzel der Richtungskörper	270
III. Ueber das Wesen der Parthenogenese	273
Gleiche Vorgänge der Eireifung bei parthenogenetischer und sexueller Entwicklung	274
Der Unterschied zwischen parthenogenetischen und Sexual-eiern muss in quantitativen Verhältnissen liegen	275
Die Quantität des Keimplasmas im Eikern entscheidet.	279
Die Ausstossung der Richtungskörper beruht auf dem Gegensatz zwischen ovogenen und Keimplasma	280
Die Befruchtung wirkt nicht dynamisch.	281
Ungenügende Menge von Keimplasma führt zum Stillstand der Entwicklung	283
Verhältniss des Kerns zur Zelle	284
Die Bienen bilden keinen Einwurf gegen meine Theorie	285
Strasburger's Ansicht von der Parthenogenese	288
Parthenogenese beruht nicht auf besserer Ernährung.	291
Die indirekten Ursachen der geschlechtlichen oder parthenogenetischen Fortpflanzung.	292
Die direkten Ursachen	295
Erklärung der Bildung von Nährzellen	296
Identität des Keimplasmas in weiblichen und männlichen Keimzellen	301
Nachschrift	302





E I N L E I T U N G.

Wenn wir sehen, wie bei den höheren Organismen sich die kleinsten Einzelheiten des Baues, der körperlichen und geistigen Anlagen von der einen auf die andere Generation vererben, wenn wir bei allen Thier- und Pflanzenarten die tausenderlei charakteristischen Bauverhältnisse unverändert durch lange Generationsreihen hindurch sich fortsetzen, ja sie in manchen Fällen durch eine ganze geologische Periode hindurch unverändert fortbestehen sehen, so fragen wir wohl mit Recht nach den Ursachen einer so auffallenden Erscheinung, wir fragen, wie Solches möglich ist, wodurch das Individuum im Stande ist, seinen eignen Bau mit solcher Genauigkeit auf die Nachkommen zu übertragen. Und wenn die nächste Antwort darauf lautet: eine Zelle aus den Millionen der verschiedenartigst differenzirten Zellen, welche den Körper zusammensetzen, sondert sich als Fortpflanzungszelle ab, löst sich vom Organismus los und besitzt die Fähigkeit, alle Eigenthümlichkeiten des gesammten Körpers in dem neuen Individuum wieder erstehen zu lassen, welches durch Zelltheilung und complicirteste Differenzirung aus ihr hervorwächst, so folgt die präcisere Frage: wie kommt die einzelne Zelle dazu, das Ganze mit „Portrait-Aehnlichkeit“ reproduciren zu können?

Die Antwort ist schwer, und manche Versuche, das Räthsel zu lösen, sind gemacht worden; keiner aber hat die

Lösung gebracht oder kann auch nur als der Anfang einer Lösung, als die sichere Basis betrachtet werden, auf welcher der Zukunft die vollständige Lösung gelingen muss. Weder Häckel's¹⁾ Perigenesis der Plastidule, noch Darwin's²⁾ Pangenesis kann als eine solche angesehen werden. Die erstere beschäftigt sich eigentlich überhaupt nicht mit dem Theil des Problems, welches hier in den Vordergrund gestellt ist, mit der Erklärung der Thatsache, dass die Vererbungstendenzen sich in einzelnen Zellen zusammenfinden, sondern mehr mit der Frage, in welcher Form man sich die Uebertragung einer bestimmten Entwicklungsrichtung in die Fortpflanzungszelle und von dieser weiter auf den daraus hervorgehenden Organismus zu denken habe. Ebenso auch His³⁾, der die Vererbung mit Häckel als eine Uebertragung bestimmter Bewegungsvorgänge ansieht. Darwin's Hypothese dagegen nimmt allerdings gerade das Grundproblem in Angriff, begnügt sich aber damit, eine gewissermaassen „provisorische“, d. h. eine rein formale Lösung desselben zu geben, die ausgesprochenermaassen gar nicht den Anspruch macht, die wirklichen Vorgänge aufzudecken, vielmehr nur den, alle Erscheinungen der Vererbung von einem Gesichtspunkt zu übersehen. Dieses Ziel hat sie erreicht, und ich glaube, sie hat unbewusst noch mehr geleistet, indem die consequente Durchführung ihres Princips gezeigt hat, dass die wirklichen Ursachen der Vererbung nicht in einer „Keimchenbildung“ von Seiten der Körperzellen, oder in irgendwie verwandten Vorgängen liegen können. Die Unwahrscheinlichkeiten, zu welchen jede solche Theorie führen muss, sind so gross, dass wir mit Bestimmtheit sagen können: so kann es nicht sein. Auch der durchdachte und geistreiche Versuch von Brooks⁴⁾,

¹⁾ Häckel, „Ueber die Wellenzeugung der Lebenstheilchen etc.“ Berlin 1876.

²⁾ Darwin, „Das Variiren der Thiere und Pflanzen etc.“ Bd. II. Stuttgart 1873.

³⁾ His, „Unsre Körperform etc.“ Leipzig 1875.

⁴⁾ Brooks, „The law of heredity“. Baltimore 1883.

die Pangenesis-Theorie umzugestalten, kann doch auch dem Vorwurf nicht entgehen, dass er mit Möglichkeiten operirt, die man wohl sicher als Unwahrscheinlichkeiten bezeichnen darf. Wenn ich aber auch der Ansicht bin, dass die ganze Grundlage der Pangenesis-Theorie, mag sie wie immer umgestaltet werden, aufgegeben werden muss, so halte ich dennoch ihre Aufstellung für ein Verdienst, für einen jener Umwege, welche die Wissenschaft machen musste, um zur Wahrheit zu gelangen. Sie ist das letzte Aufleuchten jener ältesten Vererbungstheorie des Demokrit, nach welcher der Same von den sämtlichen Theilen der Körper beider Zeugen den ausgeschieden und belebt wird durch eine körperliche Kraft, nach welcher der Same jedes Körpertheils diesen Theil wiedererzeugt¹⁾.

Wenn es nun aber nach unsern heutigen physiologischen und morphologischen Vorstellungen undenkbar ist, dass von jeder Zelle des Organismus „Keimchen“ abgegeben werden, die sich zu jeder Zeit überall im Körper finden, sich in den Geschlechtszellen ansammeln, und die nun die Fähigkeit besitzen, in bestimmter Reihenfolge wieder zu den verschiedenen Zellen des Organismus zu werden, so dass jede Geschlechtszelle ein Abbild des elterlichen Körpers zu liefern im Stande ist, so fragt es sich, in welcher andrer Weise man eine Grundlage für die Begreiflichkeit der Vererbung schaffen kann. Ich habe es hier nicht mit der ganzen Vererbungs-

¹⁾ Die Galton'schen Transfusions-Versuche an Kaninchen haben inzwischen den förmlichen Beweis geliefert, dass Darwin's Keimchen nicht in Wirklichkeit existiren. Roth meint zwar, dass Darwin ja nie behauptet habe, dass seine „Keimchen die Blutbahn benutzen“, allein es lässt sich einerseits nicht absehen, warum — da sie ja doch fortwährend durch den Körper kreisen sollen — sie die günstige Gelegenheit der Blutbahn nicht benutzen sollten, und andererseits lässt sich auch nicht einsehen, wie sie es anfangen sollten, um die Blutbahn zu vermeiden. Darwin hat sehr weise gehandelt, wenn er sich auf nähere Einzelheiten über die Bahnen, in welchen seine Keimchen kreisen, gar nicht einliess. Er gab seine Hypothese als ein formales Erklärungsprincip, nicht als ein reales.

frage zu thun, sondern immer nur mit der einen, aber fundamentalen Frage: wie kommt eine einzelne Zelle des Körpers dazu, die sämtlichen Vererbungstendenzen des gesamten Organismus in sich zu vereinigen? Die weitere Frage, durch welche Kräfte, welchen Mechanismus diese Tendenzen beim Aufbau des neuen Organismus zur Entfaltung kommen, lasse ich hier ganz aus dem Spiel. Aus diesem Grunde sehe ich auch zunächst noch ganz von den Ansichten Nägeli's ab, die in letzter Beziehung ohne Zweifel eine hohe Bedeutung beanspruchen können, während sie jene Fundamentalfrage nur leicht berühren, wie später zu zeigen sein wird.

Wenn es nun nicht möglich ist, dass die Keimzelle gewissermaassen ein „Extract des ganzen Körpers ist“, dass die sämtlichen Zellen des Organismus Theilchen den Keimzellen zusenden, durch die dieselben ihre Vererbungskraft erlangen, so gibt es, wie mir scheint, überhaupt nur noch zwei physiologisch denkbare Möglichkeiten, wie Keimzellen von solchen Eigenschaften, wie wir sie an ihnen kennen, entstehen könnten; entweder die Substanz der elterlichen Keimzelle besitzt die Fähigkeit, einen Kreislauf von Veränderungen durchzumachen, welche durch den Aufbau des neuen Individuums hindurch wieder zu identischen Keimzellen führt, oder die Keimzellen entstehen in ihrer wesentlichen und bestimmenden Substanz überhaupt nicht aus dem Körper des Individuums, sondern direkt aus der elterlichen Keimzelle.

Ich halte die letztere Ansicht für die richtige, habe sie seit einer Reihe von Jahren aufgestellt und in verschiedenen Schriften zu vertheidigen und weiter zu führen versucht; ich möchte sie als die Theorie von der „Continuität des Keimplasmas“ bezeichnen, da sie auf der Vorstellung beruht, dass die Vererbung dadurch zu Stande kommt, dass ein Stoff von bestimmter chemischer und besonders molekularer Beschaffenheit von einer Generation auf die andere sich überträgt. Ich nannte diesen Stoff „Keimplasma“, schrieb

ihm eine überaus complicirte feinste Structur zu als Ursache seiner Fähigkeit, sich zu einem complicirten Organismus zu entwickeln, und suchte die Vererbung dadurch zu erklären, dass bei jeder Ontogenese ein Theil des specifischen „Keimplasmas“, welches die elterliche Eizelle enthält, nicht verbraucht wird beim Aufbau des kindlichen Organismus, sondern unverändert reservirt bleibt für die Bildung der Keimzellen der folgenden Generation.

Es ist klar, dass diese Vorstellung von der Entstehung der Keimzellen die Erscheinung der Vererbung sehr einfach insoweit erklärt, als sie dieselbe auf Wachsthum zurückführt, auf die Grunderscheinung alles Lebens, auf die Assimilation. Sobald die Keimzellen der aufeinander folgenden Generationen in direkter unmittelbarer Continuität stehen, also gewissermaassen nur verschiedene Stücke derselben Substanz sind, müssen oder können sie auch dieselbe Molekularstructur besitzen und werden deshalb unter bestimmten Entwicklungsbedingungen auch genau dieselben Stadien durchlaufen, dasselbe Endprodukt liefern müssen. Die Annahme einer Continuität des Keimplasmas, indem sie einen identischen Ausgangspunkt für die aus einander hervorgehenden Generationen herstellt, erklärt somit, warum aus ihnen allen ein identisches Produkt hervorgeht, mit andern Worten, sie erklärt die Vererbung bis zu dem Räthsel der Assimilation und der unmittelbar bewirkenden Ursachen der Ontogenese herab, sie schafft also den Boden, von welchem aus die Erklärung dieser Erscheinungen in Angriff genommen werden kann.

Allerdings stellen sich aber dieser Theorie auch Schwierigkeiten in den Weg, insofern sie nämlich nicht im Stande zu sein scheint, einer gewissen Klasse von Erscheinungen gerecht zu werden: der Vererbung der sog. erworbenen Abänderungen. Ich habe deshalb gleich in meiner ersten Schrift über Vererbung¹⁾ diesen Punkt speciell ins Auge gefasst und glaube wenigstens so viel gezeigt zu haben, dass die bis dahin

¹⁾ Aufsatz II.

allgemein angenommene Vererbung „erworbener“ Charaktere nichts weniger als erwiesen ist, dass ganze grosse Klassen von Thatsachen, die man so gedeutet hat, ebenso gut anders gedeutet werden können und in vielen Fällen müssen, und dass keine Thatsache — bisher wenigstens — bekannt geworden ist, die in unlöslichem Widerspruch mit der Annahme einer Continuität des Keimplasmas stünde. Ich sehe auch heute noch keinen Grund, von dieser Meinung abzuweichen, und habe keinen Einwurf kennen gelernt, den ich für stichhaltig ansehen müsste.

E. Roth¹⁾ hat mir entgegengehalten, dass „auf dem Gebiet der Pathologie uns auf Schritt und Tritt die Thatsache entgegentrete, dass erworbene locale Krankheiten als Dispositionen auf die Nachkommen vererbt werden können“; allein alle derartigen Fälle leiden an dem schweren Mangel, dass eben gerade der Punkt, auf welchen es in erster Linie ankommt, nicht erweisbar ist — die Annahme nämlich, dass in dem betreffenden Fall wirklich eine „erworbene“ Anlage vorliegt. Es ist zwar nicht meine Absicht, hier näher auf die Frage der „erworbenen“ Charaktere einzugehen, ich hoffe dies später in ausführlicher Weise thun zu können, aber darauf möchte ich doch hinweisen, dass man sich vor Allem klar machen muss, was eigentlich der Ausdruck „erworbener Charakter“ bedeutet. Ein Organismus kann Nichts erwerben, als wozu die Disposition schon in ihm liegt; erworbene Charaktere sind also nichts Anderes, als locale oder auch allgemeine Variationen, die durch bestimmte äussere Einflüsse erzeugt sind. Wenn durch lange fortgesetztes Hantiren mit dem Gewehr der sog. „Exercierknochen“ entsteht, so beruht dies doch darauf, dass dieser wie jeder Knochen die Prädisposition in sich trägt, auf bestimmte mechanische Reize mit Wachsthum in bestimmter Richtung und bestimmtem Maasse zu antworten; die Prädisposition zum Exercierknochen ist

¹⁾ E. Roth, „Die Thatsachen der Vererbung“. 2. Aufl. Berlin 1885. p. 14.

also vorhanden, sonst könnte er sich nicht bilden, und genau ebenso ist es mit allen andern „erworbenen Eigenschaften“. Es kann Nichts an einem Organismus entstehen, was nicht als Disposition in ihm vorhanden gewesen wäre, denn jede „erworbene“ Eigenschaft ist Nichts als die Reaction des Organismus auf einen bestimmten Reiz. Es ist mir deshalb auch niemals eingefallen, die Vererbung von Prädispositionen zu leugnen, wie E. Roth zu glauben scheint. Ich gebe vollkommen zu, dass z. B. die Prädisposition zum Exercierknochen verschieden gross ist, und dass eine grosse Prädisposition vom Vater auf den Sohn vererbt werden kann, einfach als eine empfindlichere Constitution des Knochengewebes; aber ich bestreite, dass der Sohn einen Exercierknochen bekommt, ohne exerciert zu haben, oder dass er ihn auch nur leichter durch Exercieren bekommt, als der Vater, deshalb, weil dieser ihn durch Exercieren zuerst „erworben“ hat. Ich glaube, dass dies ebenso wenig der Fall sein kann, als dass das Blatt einer Eiche eine Galle erzeugt, ohne von einer Gallwespe angestochen zu sein, obwohl doch schon Tausende von Eichen-Generationen von Gallwespen angestochen wurden und diese Eigenschaft, Gallen zu produciren, „erworben“ haben. Ich bin auch weit entfernt zu behaupten, dass das Keimplasma, welches meiner Ansicht nach als Träger der Vererbung von einer Generation auf die andere übergeht, absolut unveränderlich wäre, oder gänzlich unempfindlich gegen die Einflüsse, welche von dem Organismus ausgehen, in dem es sich zu Keimzellen ausgestaltet. Ich habe vielmehr zugegeben, dass ein verändernder Einfluss der Organismen auf ihre Keimzellen denkbar, ja bis zu einem gewissen Grad sogar unvermeidlich ist. Ernährung und Wachsthum des Individuums werden gewiss einen Einfluss auf die in ihm enthaltenen Keime ausüben, aber erstens einen ungemein geringen und zweitens nicht in der Weise, wie man es sich gewöhnlich denkt. Eine „Wachstumsänderung an der Peripherie“, z. B. der Exercierknochen, wird niemals eine solche Aenderung in der Molekularstructur des Keimplasmas hervorrufen, dass

die Disposition zum Exercierknochen sich erhöhte, dass also der Sohn eine erhöhte Empfindlichkeit seiner Knochen, oder gar des betreffenden einen Knochens ererbte, sondern so, dass die Keimzelle etwaige, durch die „Wachstumsänderung an der Peripherie“ hervorgerufene Ernährungsänderungen mit irgend einer Aenderung in der Grösse, Zahl oder vielleicht auch Anordnung ihrer Molekular-Elemente beantwortete. Ob das Letztere überhaupt der Fall sein kann, lässt sich heute noch mit Recht anzweifeln, jedenfalls aber — wenn es sein kann — hat die Qualität der Veränderung des Keimplasmas Nichts zu thun mit der Qualität des „erworbenen Charakters“, sondern nur mit dessen Beeinflussung der allgemeinen Ernährungsverhältnisse. Im Fall des Exercierknochens würde z. B. die allgemeine Ernährungsänderung gleich Null sein; wäre aber der betreffende Knochenauswuchs im Stande, die Grösse eines Carcinoms zu erreichen, so wäre eine Störung der Allgemeinernährung des Körpers und möglicherweise auch ein Einfluss auf die Keimzellen denkbar. Dass aber auch dann dieser Einfluss ausserordentlich gering sein muss, ja, dass er möglicherweise die Molekularstruktur des Keimplasmas gar nicht berührt, das zeigt uns eben die ungemeine Strenge der Vererbung und das Experiment an Pflanzen, welche nach Nägeli Generationen hindurch stark veränderten Ernährungsbedingungen unterworfen werden können, ohne doch irgend eine sichtbare, erbliche Veränderung zu erleiden. Es ist also bis jetzt noch nicht einmal erwiesen, dass Ernährungsänderungen auch Aenderungen in der Molekularstruktur¹⁾ des Keimplasmas erzeugen können, geschweige denn, dass irgendwie auch nur wahrscheinlich gemacht werden könnte, dass „erworbene“ Abänderungen, die keinen Einfluss auf die Allgemeinernährung haben, sich in den Keimzellen geltend machen könnten. Wenn man aber erwägt, dass jede

¹⁾ Ich lasse diesen Ausdruck stehen, obgleich ich heute dafür lieber einfach „Zusammensetzung“, oder auch „Architektur“ des Keimplasmas sagen würde. W. 1892.

sog. „Disposition“ eines Organismus, d. h. also jede Fähigkeit desselben oder eines seiner Theile, auf bestimmte Reize in bestimmter Weise zu antworten, angeboren sein muss, und weiter, dass jede „erworbene“ Eigenschaft nur eben die Reaction eines irgendwie disponirten Theils auf eine äussere Einwirkung sein kann, so wird man zugeben, dass von dem, was eine „erworbene“ Eigenschaft entstehen lässt, nur das vererbt werden kann, was vorher schon da war, nämlich die Disposition dazu; dass diese aber aus dem Keim hervorgeht und es somit für die folgende Generation ganz gleichgültig ist, ob die Disposition zur Entfaltung kommt oder nicht. Die Continuität des Keimplasmas genügt vollkommen zur Erklärung dieser Erscheinung.

Ich glaube desshalb nicht, dass von Seiten der thatsächlich beobachteten Vererbungserscheinungen meiner Hypothese ein begründeter Einwurf gemacht werden kann. Nimmt man sie an, so erscheint dadurch Manches in anderem Licht als unter der bisherigen Voraussetzung, der Organismus erzeuge die Keimzellen stets wieder von Neuem und allein aus sich selbst heraus. Die Keimzellen erscheinen jetzt nicht mehr als das Produkt des Körpers, wenigstens nicht in ihrem wesentlichsten Theil, dem specifischen Keimplasma, sie erscheinen vielmehr als etwas der Gesammtheit der Körperzellen Gegenüberzustellendes, und die Keimzellen aufeinander folgender Generationen verhalten sich ähnlich, wie eine Generationsfolge von Einzelligen, welche durch fortgesetzte Zweitheilung auseinander hervorgehen. Allerdings gehen die Generationen der Keimzellen meistens nicht schon als vollständige Zellen auseinander hervor, sondern nur als minimale Theilchen von Keimplasma, aber dieses bildet eben doch die Grundlage der Keimzellen der folgenden Generation, das Bestimmende, welches denselben ihren specifischen Charakter aufdrückt. Schon vor mir haben G. Jäger¹⁾, Rauber und M. Nuss-

¹⁾ Jäger, „Lehrbuch der allgemeinen Zoologie“. Leipzig 1878. Bd. II.

baum¹⁾ Gedanken über Vererbung geäußert, die den meinigen sehr nahe stehen. Sie gingen von der Vorstellung aus, dass ein direkter Zusammenhang zwischen den Keimzellen aufeinander folgender Generationen bestehen müsste, und suchten diesen durch die Annahme herzustellen, dass die kindlichen Keimzellen sich schon gleich zu Beginn der Embryonalentwicklung oder doch jedenfalls noch vor jeder histologischen Differenzirung von der elterlichen Keimzelle ablösen. In dieser Form aber lässt sich die Ansicht nicht halten, sie widerspricht zahlreichen Thatsachen; eine Continuität der Keimzellen findet heute nur noch in den allerseltensten Fällen statt, das hindert aber nicht, eine Continuität des Keimplasmas anzunehmen, und für eine solche lassen sich noch weitere und gewichtige Belege beibringen. Ich will versuchen, die soeben in kurzer Zusammenfassung gegebene Theorie in Folgendem weiter zu führen, sie gegen Einwände zu vertheidigen, welche ihr gemacht sind, und neue Folgerungen aus ihr zu ziehen, welche vielleicht im Stande sind, bekannte, aber unverstandene Thatsachen unserer Erkenntniss näher zu bringen. Jedenfalls — so scheint es mir — verdient diese Theorie von der Continuität des Keimplasmas nach allen Richtungen verfolgt und durchgedacht zu werden, denn sie ist die einfachste und nächstliegende, und man wird erst dann berechtigt sein, sie zu verlassen und zu einer complicirteren zu greifen, wenn ihre Unhaltbarkeit sich erwiesen haben sollte. Sie setzt Nichts voraus als Vorgänge, die, wie die Assimilation oder die Entwicklung gleicher Organismen aus gleichen Keimen, sich zwar noch nicht verstehen, wohl aber täglich beobachten lassen, während jede andere Vererbungstheorie Hypothesen zu Grunde legen muss, die unbeweisbar sind. Es könnte nun freilich trotzdem sein, dass eine Continuität des Keimplasmas nicht in der Weise vorhanden ist, wie ich es mir vorstelle, denn Niemand kann

¹⁾ M. Nussbaum, „Die Differenzirung des Geschlechts im Thierreich“. Arch. f. mikros. Anat., Bd. XVIII, 1880.

heute schon sagen, ob alle bekannten Thatsachen mit ihr stimmen und in ihr ihre Erklärung finden. Auch bringt ja die rastlose Forschung jeden Tag neue Thatsachen, und ich bin weit entfernt zu behaupten, dass diese nicht eine Widerlegung meiner Anschauung enthalten könnten. Sollte aber auch diese Theorie später wieder verlassen werden müssen, so scheint sie mir doch für jetzt als ein nothwendiger Durchgangspunkt unserer Erkenntniss, sie musste aufgestellt und sie muss durchgearbeitet werden, mag die Zukunft sie nun als richtig oder als falsch erweisen. In diesem Sinne habe ich die folgenden Erwägungen angestellt, und in diesem möchte ich, dass sie gelesen würden.



I. DAS „KEIMPLASMA“.

Zunächst wäre der Begriff des „Keimplasmas“ genauer zu präcisiren.

Ich habe in meinen bisherigen Schriften, die dieses Thema berührten, nur einfach von „Keimplasma“ gesprochen, ohne mich näher darüber auszulassen, in welchem Theil der Zelle dieser Träger der specifischen Natur der Art und des Individuums zu suchen sei. Einestheils genügte dies für den beabsichtigten Gedankengang, andernteils schienen mir zu einer genaueren Präcisirung die bekannten Thatsachen noch zu unvollständig. Ich stellte mir unter Keimplasma diejenige Parthie einer Keimzelle vor, deren chemisch-physikalische Beschaffenheit einschliesslich ihrer Molekularstructur ihr die Fähigkeit verleiht, unter bestimmten Verhältnissen zu einem neuen Individuum derselben Art zu werden, also eine solche Substanz, wie sie Nägeli¹⁾ kurze Zeit darauf als Idioplasma bezeichnete und in bewunderungswürdiger Weise dem Verständniss näher zu bringen suchte. Wohl hätte man damals schon mit einiger Wahrscheinlichkeit in der organisirten Kernsubstanz den Träger der Vererbungserscheinungen vermuthen können, aber

¹⁾ Nägeli, „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre“. München und Leipzig 1884.

irgend welche Sicherheit darüber fehlte doch noch. O. Hertwig¹⁾ und Fol²⁾ hatten gezeigt, dass der Befruchtungsprocess mit einer Kerncopulation einhergeht, und Hertwig hatte sogar schon bestimmt ausgesprochen, „die Befruchtung beruhe allgemein auf der Copulation zweier Kerne“, allein die Mitwirkung des Zellkörpers der beiden Keimzellen war doch um so weniger ganz auszuschliessen, als in allen den beobachteten Fällen die Samenzelle sehr klein und in der Form eines Spermatozoons gestaltet war, so dass sich nicht bestimmt erkennen liess, wieviel von ihrem Zellkörper mit dem weiblichen Eikörper verschmilzt, und in welcher Weise dies geschieht. Ohnehin war es ja längere Zeit hindurch sehr zweifelhaft, ob die Spermatozoen überhaupt ächte Kernsubstanz enthalten, und Fol sah sich desshalb noch 1879 zu dem Schluss gedrängt, dass dieselben nur aus Zellsubstanz mit Ausschluss von Kernsubstanz bestünden. Im nächsten Jahr folgten dann meine Angaben über die Samenzellen der Daphniden, welche wohl geeignet gewesen wären, jeden Zweifel an der Zellennatur und dem Besitz eines völlig normalen Kerns der Samenkörper zu beseitigen, hätte man ihnen von Seiten der Samen-Histologen einige Aufmerksamkeit geschenkt³⁾.

In demselben Jahr 1880 fasste Balfour die Thatsachen folgendermaassen zusammen: „Der Befruchtungsakt lässt sich also darstellen als eine Verschmelzung des Eies und des Spermatozoons, und der wichtigste Zug an diesem Akte

1) O. Hertwig, „Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies“. Leipzig 1876.

2) Fol, „Recherches sur la fécondation etc.“ Genève 1879.

3) Wie schon früher, so auch in seiner neuesten Publikation erklärt Kölliker die „Samenfäden“ für blosse Kerne. Zugleich erkennt er aber auch die Existenz von Samenzellen bei gewissen Arten an. Die Beweise für die erstere Behauptung müssten indessen wohl erheblich stärkere sein, sollten sie genügen, um eine in sich so unwahrscheinliche Hypothese zu stützen, wie die ist, dass der morphologische Werth der Befruchtungselemente ein verschiedener sein könne; vergl. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42.

scheint die Vereinigung eines männlichen und eines weiblichen Kernes zu sein“¹⁾).

Allerdings hatte Calberla an dem Ei der Neunaugen direkt gesehen, dass der Schwanz des Spermatozoons nicht mit in das Ei eindringt, sondern im Mikropylenkanal der Eihaut stecken bleibt; allein der Kopf und „ein Theil des Mittelstücks“, welche die Befruchtung bewirken, enthalten jedenfalls doch nicht blos Kernsubstanz, sondern auch etwas vom Zellkörper, und wenn die Menge von Zellsustanz, welche damit ins Ei gelangt, auch sehr gering sein musste, so konnte sie doch zur Uebertragung der Vererbungstendenzen vollkommen genügen. Denn mit vollem Recht haben später Nägeli und Pflüger geltend gemacht, dass die Menge dieser Vererbungssubstanz sehr klein sein muss, weil die gleich starke Vererbung vom Vater wie von der Mutter aus zu der Annahme zwingen, dass sie nahezu gleich ist bei der weiblichen und männlichen Keimzelle.

Ich selbst war — ohne mich übrigens öffentlich darüber auszusprechen — besonders desshalb geneigt, auch der Zellsustanz eine grössere Bedeutung beim Befruchtungsprocess zuzuschreiben, weil mich meine Untersuchungen an Daphniden gelehrt hatten, dass eine Thierart grosse Samenzellen mit mächtigem Zellkörper hervorbringt, sobald die Oekonomie ihres Organismus dies erlaubt. Alle Daphniden mit innerer Befruchtung, deren Samenzellen unmittelbar auf das zu befruchtende Ei entleert werden, bringen solche grosse Samenzellen in geringer Zahl hervor (*Sida*, *Polyphemus*, *Bythotrephes*), während alle Arten mit äusserer Befruchtung (*Daphninae*, *Lynceinae*) sehr kleine Samenzellen besitzen, dafür aber ungeheure Massen davon produciren, so dass dadurch die geringe Aussicht der einzelnen Zelle, ein Ei zu erreichen, ausgeglichen wird. Es werden also um so mehr Samenzellen hervorgebracht, je geringer die Aussicht der einzelnen Zelle ist, das

¹⁾ Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie, deutsch von Vetter, Bd. I, p. 81.

Ziel, die Eizelle, zu erreichen, und die Folge der Vermehrung der Samenzelle ist ihre Verkleinerung. Warum aber mussten die Samenzellen der Arten mit sicherer Befruchtung so gross bleiben, oder es werden? Der Gedanke, dass irgend ein Vortheil dadurch erreicht werde, der bei den andern aufgegeben werden musste, lag nahe, wenn ein solcher auch möglicherweise nur in einer grösseren Begünstigung der Entwicklung des befruchteten Eies, nicht in einer Vermehrung der eigentlich befruchtenden Substanz vermuthet werden konnte. Jetzt wird man freilich geneigt sein, diesen Vortheil in noch mehr secundären Verhältnissen zu erblicken, allein damals war man durch die vorliegenden Thatsachen noch nicht berechtigt, die Befruchtung nur als Kerncopulation zu bezeichnen, und M. Nussbaum¹⁾ gab ganz richtig den Stand unsres Wissens wieder, wenn er den Befruchtungsakt „in der Vereinigung der identischen Theile zweier homologer Zellen“ erblickte.

Die erste Thatsache, welche bestimmt darauf hinwies, dass der Zellkörper der Keimzellen keinen Antheil an der Uebertragung der Vererbungstendenzen hat, war die von Pflüger gemachte Entdeckung der „Isotropie“ des Eies. Pflüger zeigte, dass die ersten Furchungserscheinungen an verschiedenen Theilen des Eikörpers hervorgerufen werden können, wenn man das Ei dauernd aus seiner natürlichen Lage bringt. Es war damit der wichtige Beweis geliefert, dass der Zellkörper des Eies aus gleichartigen Theilen besteht, dass nicht bestimmte Theile oder Organe des Embryos in bestimmten Theilen des Eikörpers potentia enthalten sind, so dass sie nur aus dieser und nicht aus irgend einer andern Portion des Eies hervorgehen könnten. Pflüger irrte nun allerdings in der weiteren Deutung dieses Ergebnisses, wenn er daraus schloss, dass „das befruchtete Ei gar keine wesentliche Beziehung zu der späteren Organisation des Thieres“ besitze, und dass es nur die Wiederkehr „derselben äusseren Bedingungen“ sei, welche es mit sich bringe, „dass aus dem

¹⁾ Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23, p. 182, 1884.

Keime immer dasselbe entsteht“. Es war zunächst die Schwerkraft, deren Einfluss er für den Aufbau des Embryos für bestimmend hielt; er übersah, dass die Thatsache der Isotropie nur auf den Eikörper bezogen werden durfte, dass aber ausser dem Zellkörper des Eies noch der Zellkern da ist. Die Möglichkeit eines entscheidenden Einflusses des Zellkerns war ausser Acht geblieben. Erst Born¹⁾ wies nach, dass bei Eiern, die sich in Zwangslage befinden, eine Verlagerung des Kerns eintritt und deutete darauf hin, dass im Kern das richtende und in erster Linie bestimmende Princip für die Embryonalbildung liegen müsse, und Roux²⁾ zeigte, dass auch bei Aufhebung der Wirkung der Schwere die Entwicklung völlig normal verläuft und schloss daraus, dass das „befruchtete Ei alle zur normalen Entwicklung nöthigen gestaltenden Kräfte in sich selber trägt“. O. Hertwig³⁾ endlich stellte durch Beobachtungen an Seeigel-Eiern fest, dass bei diesen die Schwerkraft gar keine richtende Wirkung auf die Zelltheilung ausübt, dass aber die Stellung der ersten Kernspindel darüber entscheidet, „in welcher Richtung später die Eikugel durch die Furchungsebene halbirt wird“. Damit war freilich immer noch nicht erwiesen, dass die Befruchtung lediglich eine Kerncopulation sei.

Einen weiteren und bedeutenden Schritt vorwärts führten erst die Beobachtungen E. van Beneden's⁴⁾ über die Befruchtung von *Ascaris megalocephala*. Auch sie schlossen zwar nicht, ebenso wenig wie die kurz vorhergegangenen Untersuchungen Nussbaum's⁵⁾ über dasselbe Object, eine Antheilnahme des Zellkörpers der Samenzelle an dem eigentlichen

¹⁾ Born, „Biol. Untersuch.“ I, Arch. mikr. Anat., Bd. 24.

²⁾ Roux, „Beiträge z. Entwicklungsmech. des Embryo“. 1884.

³⁾ O. Hertwig, „Welchen Einfluss übt die Schwerkraft“ etc.? Jena 1884.

⁴⁾ E. van Beneden, „Recherches sur la maturation de l'oeuf“, etc. 1883.

⁵⁾ M. Nussbaum, „Ueber die Veränderung der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung“. Arch. mikr. Anat. 1884.

Befruchtungsvorgang geradezu aus, aber die Thatsache, dass die Kerne von Ei- und Samenzelle nicht etwa regellos mit einander verschmelzen, sondern dass ihre Kernschleifen sich zu zwei und zwei regelmässig einander gegenüberlagern und so einen neuen Kern, den Furchungskern, bilden, gaben doch einen weiteren deutlichen Hinweis darauf, dass die organisirte Kernsubstanz der alleinige Träger der Vererbungstendenzen ist, dass also in der That die Befruchtung auf einer Kernverbindung beruhe. Van Beneden selbst zog freilich diese Consequenzen nicht; er war beherrscht von der Idee, dass die Befruchtung auf der Vereinigung zweier sexuell differenzirter Kerne, oder vielmehr Halbkerne beruhe, des Pronucleus femelle und des Pronucleus mâle, dass auf diese Weise erst ein wirklicher, voller Ganzkern entstehe, der nun natürlich zwittriger Natur sein musste, und dass im Verlauf der weiteren Ontogenese das Wesentliche darin bestehe, dass bei jeder weiteren Kern- und Zelltheilung sich diese zwittrige Natur des Kerns erhalte durch Theilung der Kernschleifen des Mutterkerns in der Längsrichtung, also durch gleichmässige Vertheilung der männlichen und weiblichen Kernschleifen auf die beiden Tochterkerne. Van Beneden hat aber unzweifelhaft das grosse Verdienst, die thatsächliche Basis geliefert zu haben, auf welcher sich eine wissenschaftliche Theorie der Vererbung aufbauen liess; man brauchte blos anstatt männlicher und weiblicher Vorkern zu sagen: Kernsubstanz des mütterlichen und des väterlichen Individuums, so war die richtige Basis für ein weiteres Vordringen gefunden. Diesen Schritt that Strasburger, indem er zugleich einen Fall nachwies, in welchem nur der Kern der männlichen Keimzelle bis zur Eizelle gelangt, nicht aber auch ihr Zellkörper. Es glückte ihm, den lange Zeit räthselhaft gebliebenen Befruchtungsprocess der Phanerogamen aufzuklären und nachzuweisen, dass der Kern der Samenzelle (des Pollenschlauchs) in den „Embryosack“ eindringt, um sich dort mit dem Kern der Eizelle zu conjugiren; er gewann aber zugleich die Ueberzeugung, dass der Zellkörper der Samen-

zelle nicht in den „Embryosack“ mit überwandert, so dass also die Befruchtung hier wirklich nur auf Kerncopulation beruhen kann¹⁾).

Somit kann also nur die Kernsubstanz Träger der Vererbungstendenzen sein, und die von van Beneden bei *Ascaris* gefundenen Thatfachen machen es sehr anschaulich, wie diese Kernsubstanz nicht nur die Wachsthumstendenzen der Eltern, sondern zugleich die einer überaus grossen Zahl von Vorfahren mit enthalten können. Jeder der beiden Kerne, welche sich bei der Befruchtung vereinigen, muss das Keim-Nucleoplasma der beiden Eltern mit enthalten, von welchen diese Generation abstammt, dieses aber enthielt und enthält noch das Nucleoplasma der grosselterlichen Keimzellen, sowie das der Urgrosseltern und so fort. Und zwar muss das Nucleoplasma der verschiedenen Generationen nach Maassgabe ihrer zeitlichen Entfernung in immer geringerem Verhältniss darin enthalten sein nach derselben Rechnung, welche die Züchter bisher bei der Kreuzung von Rassen anwandten, um den Bruchtheil edeln „Blutes“ zu bestimmen, der in irgend einem Nachkommen enthalten sei; während das Keimplasma des Vaters oder der Mutter die Hälfte des kindlichen Keimzellenkerns ausmacht, beträgt das des Grossvaters darin nur $\frac{1}{4}$, das der zehnten Generation rückwärts nur $\frac{1}{1024}$ u. s. w.²⁾. Dennoch kann letzteres sich bei dem Aufbau des kindlichen Organismus noch recht wohl geltend machen, ja die Erscheinungen des Rückschlags beweisen, dass das Keimplasma von Vorfahren, die Tausende von Generationen zurückliegen,

¹⁾ Eduard Strasburger, „Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung“. Jena 1884.

²⁾ Diese Rechnungsweise, so allgemein sie auch angenommen wird, ist nicht richtig, wie besonders aus dem letzten dieser Aufsätze hervorgehen wird; die Vererbungssubstanz der Eltern ist allerdings zu gleichen Theilen in der Eizelle des Kindes enthalten, nicht aber diejenigen der weiter zurückliegenden Vorfahren. Für die hier angestellten Betrachtungen ist dies aber ohne Bedeutung. W. 1892.

sich gelegentlich wieder geltend machen kann, indem plötzlich längst verlorene Charaktere wieder zu Tage kommen. Wenn wir auch noch nicht genauer zu sagen im Stande sind, durch welche Einzelvorgänge dies geschieht und unter welchen Umständen es geschehen muss, so sehen wir doch jetzt wenigstens im Allgemeinen ein, wie es überhaupt möglich ist, da ja auch eine sehr geringe Menge eines specifischen Keimplasmas die bestimmte Tendenz zum Aufbau eines bestimmten Organismus enthält und sie zur Geltung bringen muss, sobald dasselbe aus irgend einem Grunde vor den andern in den Kernen enthaltenen Plasmaarten in der Ernährung bevorzugt wird. Es wird sich dann stärker vermehren als diese andern, und es darf wohl angenommen werden, dass das Ueberwiegen einer Kernplasma-Art, der Masse nach, auch seine Herrschaft über den Zellkörper bedingt.

In ähnlicher Weise hat schon Strasburger, gestützt auf van Beneden's Beobachtungen, aber im Gegensatz zu dessen Auffassung den Vererbungsvorgang entwickelt, und ich schliesse mich insoweit seiner Ansicht an. Das Wesen der Vererbung beruht auf der Uebertragung einer Kernsubstanz von specifischer Molekularstruktur; das specifische Nucleoplasma der Keimzelle ist das, was ich bisher „Keimplasma“ nannte.

Zu diesem Schluss ist auch O. Hertwig¹⁾ gelangt, der ja schon von früher her den wesentlichsten Theil des Befruchtungsvorgangs in der Kerncopulation gesehen hatte, und der nun durch die soeben kurz vorgeführten, inzwischen neu angesammelten Thatsachen seine alte Ansicht erwiesen glaubt.

So vollkommen ich aber auch in diesem Hauptpunkt mit ihm übereinstimme, so kann ich doch nicht gleicher Meinung sein, wenn er den von Nägeli geschaffenen Begriff des „Idioplasmas“ mit dem Kernplasma der Keimzelle identificirt. Gewiss fällt dieses „Keimplasma“ — wenn ich den

¹⁾ O. Hertwig, „Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies“. Jena 1885.

Ausdruck der Kürze halber beibehalten darf — unter den Begriff des Nägeli'schen Idioplasmas. Nägeli ist sogar bei der Bildung desselben von den Keimzellen ausgegangen, allein sein Idioplasma, wenn wir es als Kernplasma auffassen, ist keineswegs bloß das Kernplasma der Keimzelle, sondern es umfasst auch die Kernplasmen aller Zellen des gesamten Organismus; erst die Gesamtheit aller dieser Kernplasmen macht das Idioplasma Nägeli's aus.

Das Idioplasma bildet nach Nägeli ein Netz, welches sich durch den ganzen Körper hin erstreckt und eben die specifische, das Wesen desselben bestimmende molekulare Grundlage darstellt. Wenn nun auch der letztere und allgemeinere Theil dieser Vorstellung gewiss richtig ist, und wenn es sicherlich als eine bedeutende That bezeichnet werden darf, den Begriff des Idioplasmas in diesem allgemeinen Sinn als die bestimmende molekulare Grundlage des Organismus im Gegensatz gegen das „Nährplasma“ zuerst aufgestellt zu haben, so wird man doch die speciellere Ausführung, in welcher sich Nägeli sein Idioplasma dachte, schon heute nicht mehr festhalten können. Vor Allem bildet dasselbe kein unmittelbar zusammenhängendes Netzwerk durch den ganzen Körper hindurch, und dann ist es überhaupt nicht eine einzige Substanz von gleicher Beschaffenheit, die den ganzen Organismus durchsetzt, sondern jede besondere Zellenart des Körpers muss ihr specifisches, das Wesen derselben bestimmendes Idioplasma oder Kernplasma enthalten; es gibt also in jedem Organismus eine Menge verschiedener Idioplasmaarten. Insoweit also wäre es ganz gerechtfertigt, das Idioplasma allgemein als Kernplasma zu bezeichnen und umgekehrt das bestimmende Kernplasma jeder beliebigen Zelle als Idioplasma.

Dass die ersterwähnte Vorstellung, das Idioplasma bilde ein zusammenhängendes Netzwerk durch den ganzen Organismus, nicht haltbar ist, ergibt sich von selbst, sobald dasselbe in den Kernen und nicht im Zellkörper seinen Sitz hat. Möchten auch überall die Zellkörper durch feine Ausläufer

zusammenhängen, wie dies von Leydig und Heitzmann für manche thierische, von den Botanikern für manche pflanzliche Zellen nachgewiesen ist, so würden dieselben doch kein Idioplasmanetz darstellen, sondern ein Netz von „Nährplasma“, d. h. von derjenigen Substanz des Körpers, welche nach Nägeli grade den Gegensatz zum Idioplasma bildet. Strasburger spricht freilich bereits von einem „Cyto-Idioplasma“, und gewiss hat ja auch der Zellkörper häufig ein spezifisches Gepräge, aber wir müssen doch jetzt annehmen, dass ihm dasselbe von dem beherrschenden Kern aufgeprägt wird, d. h. dass die Richtung, in welcher seine Substanz im Lauf der Embryogenese sich differenzirt, durch die Qualität der Kernsubstanz bedingt wird. Insofern also entspricht die bestimmende Kernsubstanz allein dem „Idioplasma“, die Zellkörpersubstanz aber muss dem „Nährplasma“ Nägeli's beigeordnet werden. Jedenfalls wird es praktisch sein, die Bezeichnung Idioplasma durchaus auf die bestimmende Kernsubstanz zu beschränken, falls wir uns überhaupt diesen glücklich gewählten Ausdruck und Begriff erhalten wollen.

Aber auch in dem zweiten Punkt ist die Nägeli'sche Vorstellung vom Idioplasma unhaltbar. Dasselbe kann unmöglich überall im Organismus und zu allen Zeiten der Ontogenese dieselbe Beschaffenheit haben, wie sollte es sonst die grossen Verschiedenheiten in der Bildung der Theile des Organismus bewirken können? Nägeli scheint nun freilich an manchen Stellen seines Buches auch dieser Ansicht zu sein; so auf p. 31, wo es heisst, es sei „das Zweckmässigste, das Idioplasma verschiedener Zellen eines Individuums, wenn auch nur als Symbol, als verschieden zu bezeichnen, insofern es eigenthümliche Produktionsfähigkeit besitzt, und darunter auch alle die Umstände im Individuum zu begreifen, die auf das bezügliche Verhalten der Zellen Einfluss haben“. Aus den vorhergehenden Stellen (p. 30) und aus später folgenden geht aber klar hervor, dass er diese „Veränderungen“ des Idioplasmas nicht „in materieller

Beziehung“ versteht, sondern nur in „dynamischer“. Auf S. 53 spricht er es mit besonderem Nachdruck aus, „dass das Idioplasma überall im Organismus, indem es sich vermehrt, seine spezifische Beschaffenheit beibehält“ und nur „innerhalb dieses festen Rahmens seine Spannungs- und Bewegungszustände und durch dieselben die nach Zeit und Ort möglichen Formen des Wachstums und der Wirksamkeit wechselt.“ Gegen eine solche Auffassung lassen sich aber gewichtige Gründe geltend machen. Zunächst will ich nur erwähnen, dass doch erst gezeigt werden müsste, was man sich nun eigentlich unter diesen „verschiednen Spannungs- und Bewegungszuständen“ zu denken habe und wieso blosse Spannungs- Verschiedenheiten ebenso mannigfaltig wirken können, wie Verschiedenheiten der Qualität. Wenn man die Behauptung aufstellte, bei den Daphniden, oder bei andern Thieren, welche zweierlei Eier hervorbringen, beruhe die Eigenschaft der Wintereier, sich nur nach einer Latenzperiode zu entwickeln, darauf, dass ihr Idioplasma zwar identisch mit dem der Sommereier sei, aber sich in einem andern Spannungszustand befinde, so würde ich dies für eine wohl zu beachtende Hypothese halten, denn die Thiere, welche aus den Eiern entstehen, sind in beiden Fällen ganz gleich, das Idioplasma, welches ihre Bildung veranlasste, muss also seiner Beschaffenheit nach gleich sein, es mag sich vielleicht nur etwa so unterscheiden, wie sich Wasser von Eis unterscheidet. Ganz anders aber liegt der Fall bei den Stadien der Ontogenese. Wenn man bedenkt, wie viele tausenderlei verschiedene Spannungszustände ein und dasselbe Idioplasma eingehen müsste, um den tausenderlei verschiedenen Bildungen und Zelldifferenzirungen eines höheren Organismus zu entsprechen, so würde es wohl kaum möglich sein, eine auch nur ungefähre Vorstellung davon zu geben, wie man hier mit blossen „Spannungs- und Bewegungszuständen“ ausreichen wollte. Weiter aber sollten doch auch die Unterschiede der Wirkungen denen der Ursachen einigermaassen entsprechen, und dann sollte wohl das Idioplasma z. B. einer Muskelzelle

sich stärker von dem einer Nerven- oder Verdauungszelle desselben Individuums unterscheiden, als das Idioplasma der Keimzelle eines bestimmten Individuums von dem eines andern derselben Art, und doch müssen auch nach Nägeli diese beiden Letzteren als qualitativ verschieden angenommen werden; warum nun also nicht um so viel mehr die Idioplasmen jener histologisch so weit differirenden Zellen?

Gradezu aber als ein Widerspruch mit sich selbst erscheint die Nägeli'sche Annahme, wenn man bedenkt, dass er das „biogenetische Grundgesetz“ anerkennt, in den Stadien der Ontogenese somit also eine abgekürzte Wiederholung der phyletischen Entwicklungsstadien sieht, und nun doch die einen aus einem andern Princip erklärt, als die andern. Die Stadien der Phylogenese beruhen nach Nägeli auf wirklicher, qualitativer Verschiedenheit des Idioplasmas, das Keimplasma also z. B. eines Wurms ist qualitativ verschieden von dem des Amphioxus oder des Frosches oder Säugethiers. Wenn aber derartige phyletische Stadien in der Ontogenese einer einzigen Art zusammengedrängt vorkommen, sollen sie nur auf verschiedenen „Spannungs- und Bewegungszuständen“ ein und desselben Idioplasmas beruhen! Ich gestehe, mir scheint es ein zwingender Schluss, dass wenn überhaupt das Idioplasma im Laufe der phyletischen Entwicklung seine spezifische Beschaffenheit allmählig ändert, diese Veränderungen auch in der Ontogenese durchlaufen werden müssen, soweit dieselbe phyletische Stadien wiederholt. Entweder beruht auch die ganze phyletische Entwicklung bloß auf „verschiednen Spannungs- und Bewegungszuständen“, oder, wenn dies, wie ich allerdings glaube, nicht denkbar ist, müssen auch die Stadien der Ontogenese auf einer qualitativen Veränderung des Idioplasmas beruhen.

Man fragt sich unwillkürlich, wie ein so scharfsinniger Denker, wie Nägeli, dazu kommt, einen solchen Widerspruch nicht zu sehen, aber die Antwort liegt nicht weit, und Nägeli selbst deutet sie an, wenn er auf den oben citirten Satz weiter sagt: „Daraus folgt, dass wenn in irgend einem ontogenetischen

Entwicklungsstadium und an irgend einer Stelle des Organismus eine Zelle sich als Keimzelle ablöst, dieselbe alle erblichen Anlagen des elterlichen Individuums enthält.“ Mit andern Worten: wenn es sich blos um verschiedene Spannungs- und Bewegungszustände handelt, so scheint es gewissermaassen selbstverständlich, dass das Idioplasma auch wieder seinen ursprünglichen Zustand annehmen, dass das Idioplasma irgend welcher Körperzellen wieder zum Idioplasma der Keimzelle werden kann; die grössere „Spannung“ braucht ja blos wieder eine geringere zu werden, oder umgekehrt! Nimmt man aber eine wirkliche Veränderung der Beschaffenheit an, dann erscheint eine Rückverwandlung des Idioplasmas der Körperzellen zu Keimplasma nichts weniger als selbstverständlich, und wer sie annehmen will, muss seine Annahme zuerst begründen. Dieser Begründung weicht Nägeli aus, indem er die Umwandlungsstufen des Idioplasmas in der Ontogenese als blosse Verschiedenheiten in den „Spannungs- und Bewegungszuständen“ des Idioplasmas bezeichnet; diese Ausdrücke verdecken den schwachen Punkt in seinem System, sie sind mir ein werthvoller Beweis dafür, dass auch Nägeli im Grunde doch gefühlt hat, dass die Vererbungserscheinung ihre Erklärung nur auf Grund einer Continuität des Keimplasmas finden kann, denn sie sind offenbar nur dazu geeignet, die Frage zu verschleiern: wie aber kann sich das Idioplasma von Körperzellen wieder zum Idioplasma von Keimzellen umwandeln?

Ich bin der Ansicht, dass es dies überhaupt nicht kann, und habe diese Meinung schon seit einigen Jahren vertreten¹⁾, wenn ich auch bisher mehr die positive Seite der Sache betonte, nämlich die Continuität des Keimplasmas. Ich suchte nachzuweisen, dass Keimzellen sich nur dadurch in einem Organismus bilden, dass Keimplasma von der vorigen Generation her in diese herübergenommen wird, dass bei der

¹⁾ Zuerst in dem Aufsatz I.

Entwicklung eines Eies zum Thier stets ein, wenn auch kleiner Theil der Keimsubstanz unverändert in den sich bildenden Organismus übergeht, und dass dieser die Grundlage zur Bildung der Keimzellen darstellt. Auf diese Weise ist es bis zu einem gewissen Grad begreiflich, wie die complicirte Molekularstructur des Keimplasmas sich bis in die feinsten Einzelheiten hinein durch lange Generationsfolgen hindurch unverändert erhalten kann.

Wie aber sollte das geschehen können, wenn das Keim-
plasma in jedem Individuum sich durch Umwandlung somatischen Idioplasmas bilden müsste? Und doch wird man zu dieser Annahme gezwungen, sobald man die „Continuität des Keimplasmas“ verwirft. Auf diesem Standpunkte steht Strasburger, und es würde nun zunächst zu untersuchen sein, wie sich die Dinge unter seinen Gesichtspunkten gestalten.

Vollkommen in Uebereinstimmung befinde ich mich mit Strasburger, wenn er „die specifischen Eigenschaften der Organismen in den Zellkernen begründet“ sieht, und auch seinen Vorstellungen über die Beziehungen zwischen Zellkern und Zellkörper kann ich mich in vielen Punkten anschliessen¹⁾: „vom Zellkern aus pflanzen sich auf das umgebende Cytoplasma molekulare Erregungen fort, welche einerseits die Vorgänge des Stoffwechsels in der Zelle beherrschen, andererseits dem durch die Ernährung bedingten Wachsthum des Cytoplasma einen bestimmten, der Species eignen Charakter geben.“ „Das nutritive Cytoplasma assimiliert, der Zellkern beherrscht den Stoffwechsel, wodurch die assimilirten Substanzen eine bestimmte Zusammensetzung erhalten und das Cyto-Idioplasma, sowie das Nucleo-Idioplasma in bestimmter Weise ernähren. Dadurch tritt das Cytoplasma in Gestaltungsvorgänge ein, welche die specifische Form des betreffenden

¹⁾ Die angeführten Vorstellungen Strasburger's über die Art und Weise, wie die Kernsubstanz auf den Zellkörper wirkt, halte ich heute nicht mehr für richtig; vergl. mein Buch: „Das Keimplasma, eine Vererbungstheorie“. Jena 1892.

Organismus bedingen. Diese Formgestaltung des Cyto-Idioplasmata steht unter dem regulirenden Einfluss der Zellkerne.“ Die Zellkerne sind es also, „welche die specifische Entwicklungsrichtung in den Organismen bestimmen“.

Eine entschiedene und werthvolle Bestätigung dieser aus den neuen Beobachtungen über die Befruchtung gewonnenen Ansicht, dass die Kerne es sind, welche der Zelle ihren specifischen Stempel aufdrücken, haben inzwischen die Versuche über Regeneration der Infusorien geliefert, welche gleichzeitig von M. Nussbaum¹⁾ in Bonn und von A. Gruber²⁾ auf dem hiesigen zoologischen Institut angestellt wurden. Die Angabe von Nussbaum, dass ein künstliches Theilstück von *Paramecium*, welches keine Kernsubstanz enthält, sofort abstirbt, darf zwar nicht verallgemeinert werden, da Gruber solche kernlose Stücke anderer Infusorien einige Tage am Leben erhielt. Ueberdies war ja durch ihn bekannt, dass auch ganz lebensfrische Individuen von Protozoen vorkommen, die den der Art sonst zukommenden Kern nicht besitzen. Was aber die Bedeutung des Kerns klar legt, das ist die von beiden Autoren festgestellte Thatsache, dass solche kernlose, künstliche Theilstücke eines Infusoriums sich nicht wieder regeneriren, während dies kernhaltige Stücke immer thun. Also nur unter dem Einfluss des Kerns nimmt die umzubildende Zellsubstanz wieder den vollen Arttypus an. Wir stehen somit mit dieser Auffassung des Kerns, als des bestimmenden Factors des specifischen Wesens der Zelle auf einem von allen Seiten her gesicherten Boden, von dem aus sich wohl weiter vordringen lässt.

Wenn nun also der erste Furchungskern die gesamten ererbten Entwicklungstendenzen des neu zu bildenden Individuums in seiner Molekularstructur enthält, so kann dieses

¹⁾ M. Nussbaum, Sitzungsber. niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde, 15. Decbr. 1884.

²⁾ A. Gruber, Biol. Centralblatt Bd. IV, Nr. 23 u. V, Nr. 5.

doch nur dadurch wirklich sich entwickeln, dass während der Furchung und den ihr nachfolgenden Zelltheilungen das Nucleoplasma bestimmte und verschiedenartige Veränderungen eingeht, die eine Ungleichheit der betreffenden Zellen zur Folge haben müssen; denn identisches Nucleoplasma bedingt *ceteris paribus* auch identische Zellkörper und umgekehrt, die Thatsache also, dass der Embryo in der einen Richtung stärker wächst als in der andern, dass seine Zellschichten von ganz verschiedner Natur sind und sich noch später zu verschiedenen Organen und Geweben differenzieren, verlangt den Rückschluss, dass auch die Kernsubstanz verschieden geworden ist, dass sie sich also in regelmässiger, gesetzmässiger Weise während der Ontogenese verändert. Das ist denn auch Strasburger's Ansicht, überhaupt muss es heute die Ansicht eines Jeden sein, der die Entwicklung der Anlagen nicht aus vorgebildeten Keimchen, sondern aus dem molekulären Bau des Keimplasmas herleitet.

In welcher Weise und durch welche Kräfte ändert sich aber das bestimmende Plasma oder Nucleoplasma im Laufe der Ontogenese? Das ist die bedeutungsvolle Frage, von deren Beantwortung die weiteren Folgerungen abhängen. Die einfachste Annahme wäre die, dass sich bei jeder Kerntheilung das specifische Plasma des Kerns in zwei ihrem Wesen nach ungleiche Hälften theilte, so dass dann auch der Zellkörper, dessen Charakter ja durch den Kern bestimmt wird, umgeprägt würde. So würden z. B. die zwei ersten Furchungskugeln bei irgend einem Metazoon sich so verändern, dass die eine nur die Vererbungstendenzen des Entoderms, die andre die des Ektoderms enthielte und dass später also — wie dies ja thatsächlich vorkommt — aus der einen nur die Zellen des Entoderms, aus der andern nur die des Ektoderms hervorgingen. Im Laufe der weiteren Theilungen würde dann die Urektodermzelle ihr Kernplasma wieder ungleich theilen, z. B. in das die erblichen Anlagen des Nervensystems enthaltende und in das die Anlagen der äussern Haut enthaltende Kernplasma. Aber auch damit wäre

das Ende der ungleichen Kerntheilungen noch lange nicht erreicht, sondern in der Anlage des Nervensystems sonderten sich im Laufe weiterer Zelltheilungen die Kernsubstanzen, welche die Vererbungstendenzen der Sinnesorgane enthalten, von denjenigen, welche die Vererbungstendenzen der Centralorgane enthalten u. s. f. bis zur Anlage aller einzelnen Organe und der Ausbildung der feinsten histologischen Differenzirungen. Das Alles ginge vor sich in völlig gesetzmässiger Weise, genau so, wie es bei einer sehr langen Reihe von Vorfahren auch gegangen ist, und das Bestimmende und Richtende dabei wäre einzig und allein die Kernsubstanz, das Kernplasma, welches in der Keimzelle eine solche Molekularstructur besässe, dass mit Nothwendigkeit alle andern Folgezustände der Molekularstructur der nachfolgenden Stadien der Kernsubstanzen daraus hervorgehen müssten, sobald die dafür erforderlichen äussern Bedingungen gegeben sind. Das ist ja auch nichts weiter als die Vorstellung von der ontogenetischen Entwicklung, welche auch bisher jeder nicht „evolutionistische“ Embryolog gehabt hat — nur mit Verlegung des bewirkenden Kraftcentrum in die Kernsubstanz.

Einer solchen Auffassung stehen aber — so scheint es — die Erfahrungen, welche man bei der indirekten Kerntheilung gemacht hat, entgegen, denn diese lehren, dass jede Mutter-Kernschleife der sog. „Kernplatte“ ihre Substanz der Länge nach spaltet, und dass dabei die einzelnen färb- und sichtbaren Theilstücke der Schleife genau in zwei gleiche Hälften getheilt werden. Jeder Tochterkern erhält auf diese Weise gleichviel davon, und die beiden aus einer Kerntheilung hervorgehenden Tochterkerne können also — so scheint es — nicht verschieden, sie müssen vollkommen identisch sein. So schliesst wenigstens Strasburger und betrachtet diese Identität der beiden Tochterkerne als eine fundamentale Thatsache, an der nicht weiter zu rütteln ist, der man vielmehr seine Erklärungsversuche anzupassen hat. Wie soll aber dann die allmälige Umwandlung der Kernsubstanzen zu Stande kommen, die doch nothwendig statt-

finden muss, wenn die Kernsubstanz wirklich das Bestimmende bei der Entwicklung ist? Strasburger sucht sich damit zu helfen, dass er die Ungleichheiten der Tochterkerne, die ja auch er nothwendigerweise annehmen muss, aus ungleicher Ernährung hervorgehen, sie also erst nachträglich entstehen lässt, nachdem die Theilung von Kern und Zelle bereits erfolgt ist. Dagegen ist aber einzuwenden, dass — wie Strasburger selbst gewiss völlig einwurfsfrei darlegt — der Kern vom Zellkörper ernährt wird, dass somit die Zellkörper der beiden identischen Tochterkerne von vornherein verschieden sein müssen, wenn ihre Zellkerne in verschiedener Weise beeinflussen sollen. Wenn nun aber der Kern das Wesen der Zelle bestimmt, so können zwei identische, aus einer Mutterzelle durch Theilung entstandne Tochterkerne keine ungleichen Zellkörper haben, ihre Zellkörper müssen vielmehr gleich sein! — Da nun aber thatsächlich die Zellkörper zweier Tochterzellen häufig sehr verschieden in Grösse, Aussehen und weiteren Entwicklungsstufen sind, so geht schon allein daraus hervor, dass die Kerntheilung in solchen Fällen eine ungleiche sein muss. Der Kern muss die Fähigkeit besitzen, sich hier in Kernsubstanzen von verschiedener Qualität zu spalten — das scheint mir ein unabweislicher Schluss. Strasburger hat hier wohl die Sicherheit der Beobachtung überschätzt. Gewiss ist die von Flemming entdeckte, von Balbiani und Pfitzner weiter analysirte Längsspaltung der Kernschleifen eine Thatsache von grosser, ja gradezu fundamentaler Bedeutung, die besonders durch die in vorigem Jahr nachfolgenden Beobachtungen von Beneden's über den Befruchtungsvorgang bei *Ascaris* einen klareren und bestimmteren Sinn erhalten hat, als man ihr zunächst beilegen konnte. Sie beweist einmal, dass der Kern sich stets in zwei der Masse nach gleiche Theile zerlegt, und weiter, dass bei jeder Kerntheilung gleich viel Kernsubstanz vom Vater wie von der Mutter jedem Tochterkern zukommt; aber sie beweist, meines Erachtens wenigstens, durchaus nicht, dass dabei die Qualität des elterlichen

Kernplasmas auf beiden Seiten stets die gleiche sein müsse. Freilich sieht es so aus, und wenn wir die Darstellung des günstigsten Objectes, welches bis jetzt dafür bekannt geworden ist, ins Auge fassen, nämlich den Befruchtungsvorgang des *Ascaris*-Eies, wie ihn van Beneden dargestellt hat, so machen die beiden Längshälften einer Schleife einen fast identischen Eindruck (vergl. z. B. a. a. O. Pl. XIXter Fig. 1, 4 u. 5); allein man darf doch nicht vergessen, dass das, was wir da sehen, nicht die Molekularstructur des Kernplasmas ist, sondern nur ein im Verhältniss zu ihrer Complicirtheit sehr roher und grober Ausdruck ihrer Massen. Unsere stärksten und besten Linsen reichen grade hin, die Gestalt der einzelnen färbbaren Körner einer zur Theilung sich anschickenden Schleife zu erkennen, sie erscheinen uns kugelähnlich und später nach der Theilung zuerst halbkugelähnlich. Diese Körner, die sog. Mikrosomen, sind aber nach Strasburger nicht einmal die eigentliche wirksame Kernsubstanz, sondern nur Nahrung für die zwischen ihnen gelegene, nicht färbbare und desshalb auch nicht deutlich sichtbare eigentliche Kernsubstanz! Aber seien sie auch das wirkliche Idioplasma, so würde uns doch ihre Theilung in zwei genau gleich grosse Hälften keinerlei Aufschluss über die Gleichheit oder Ungleichheit in der Beschaffenheit dieser beiden Hälften geben, vielmehr nur über das Massenverhältniss derselben. Aufschluss über die Qualität der Molekularstructur der beiden Hälften können wir nur durch ihre Wirkungen auf den Zellkörper erhalten, und diese lehren uns eben, dass die Körper zweier Tochterzellen häufig der Grösse und Qualität nach verschieden sind.

Der Punkt ist zu wichtig, um ihn nicht noch durch einige Beispiele zu illustriren. Die sog. Richtungskörper, von denen später noch genauer gehandelt werden soll, welche so viele thierische Eier bei ihrer Reifung von sich abschnüren, sind Zellen, wie zuerst Bütschli bei Nematoden nachwies; es ist ein Zelltheilungsprocess, der mit einer gewöhnlichen

indirekten Kerntheilung meist¹⁾ von ganz typischer Form einhergeht. Wer trotz der Beobachtungen von Fol und Hertwig daran zweifeln möchte, den könnte ein Blick auf die leider zu wenig bekannten Abbildungen überzeugen, welche Trinchese²⁾ von diesem Process bei den Eiern gewisser Nacktschnecken gegeben hat. Die Eier z. B. von *Amphorina coerulea* bieten der Beobachtung ausserordentlich günstige Verhältnisse, indem sie nicht nur ganz durchsichtig sind, sondern auch der grosse und deutliche Eikern sich durch Farbunterschied vom grünen Zellplasma abhebt. Bei diesen Eiern nun bilden sich zwei Richtungszellen hinter einander, deren jede sich sofort noch einmal theilt, so dass dann vier Richtungszellen dem Eipol aufliegen. Warum gehen nun diese vier Zellen zu Grunde, während der im Dotter zurückbleibende Eikern sich mit dem Spermakern copulirt und mit Benutzung des Eikörpers zum Embryo wird? Offenbar doch desshalb, weil die Natur der Richtungszelle eine andre ist als die der Eizelle. Da nun aber das Wesen der Zelle durch die Qualität des Kerns bestimmt wird, so muss diese Qualität vom Moment der Kerntheilung an verschieden sein. Das zeigt sich ja auch schon darin, dass überzählig ins Ei eingedrungene Spermazellen sich niemals um die Richtungszellen kümmern. Man könnte etwa in Strasburger's Sinn einwerfen, dass die verschiedene Qualität der Kerne hier durch die sehr verschiedene Menge von Cytoplasma, welches sie umhüllt und ernährt, hervorgerufen werde — aber einestheils muss die Kleinheit des Zellkörpers der meisten Richtungskörper doch einen Grund haben, und dieser Grund kann wieder nur in der Natur des Kerns liegen, und andererseits ist die Masse des Zellkörpers

¹⁾ Eine Ausnahme von dem gewöhnlichen Typus macht das Ei von *Ascaris* nach den Beobachtungen von Nussbaum und von van Beneden; doch geht Letzterer wohl zu weit, wenn er aus der geknickten Figur der Richtungsspindel schliesst, dass es sich hier um einen von der gewöhnlichen Kerntheilung ganz verschiedenen Vorgang handle.

²⁾ Trinchese, „I primi momenti dell' evoluzione nei molluschi“. Roma 1880.

gerade bei den Richtungskörpern dieser Schnecke nicht nur ebenso gross, sondern eher grösser als die den Eikern umgebende grüne Zellplasmakugel! Die Verschiedenheit der Richtungskörper von der Eizelle kann somit nur darin liegen, dass die Richtungsspindel bei ihrer Theilung zwei qualitativ verschiedene Tochterkerne liefert¹⁾.

Warum sollten denn auch die Mikrosomen-Kugeln der Kernschleifen — falls diese das Idioplasma wären — sich nicht in der Form und Gestalt nach gleiche, der Qualität nach aber ungleiche Hälften theilen können? Sehen wir doch auch bei manchen Eizellen ganz dasselbe vor sich gehen; die zwei ersten Furchungskugeln des Regenwurm-Eies sind nach Grösse und Gestalt ganz gleich, und dennoch wird aus der einen das Entoderm, aus der andern das Ektoderm des Embryo.

Ich glaube desshalb, dass wir der Annahme nicht entgehen können, dass bei der indirekten Kerntheilung ebenso wohl eine Theilung in der Beschaffenheit nach ungleiche, als in gleiche Hälften vorkommen kann, und dass es davon abhängt, ob die dabei entstehenden Tochterzellen von gleicher oder von ungleicher Art sind. Somit wird also während der Ontogenese eine schrittweise Umwandlung der Kernsubstanz, die mit Nothwendigkeit und Gesetzmässigkeit aus ihrer eignen Natur hervorgeht, stattfinden müssen, und ihr parallel laufend werden auch die Zellkörper ihren ursprünglichen Charakter allmählig ändern.

Welcher Art nun diese Veränderungen der Kernsubstanz sind, lässt sich zwar im Genaueren nicht angeben, im Allgemeinen aber ganz wohl erschliessen. Wenn wir mit Nägeli annehmen dürfen, dass die molekulare Structur des Keim-Idioplasmas, oder nach unsrer Ausdrucksweise des „Keim-

¹⁾ So zwingend diese Schlussfolgerung erscheint, so muss sie doch für diesen Fall unrichtig sein, wie aus Aufsatz XII zu ersehen ist. Die Richtungszellen enthalten dieselbe Kernsubstanz, die auch in der Eizelle zurückbleibt. Woher dann die ungleiche Zelltheilung kommt, bleibt räthselhaft. Der allgemeine Satz aber, dass ungleiche Kerntheilung vorkommt, wird dadurch nicht erschüttert. W. 1892.

plasmas“ um so complicirter sein muss, je complicirter der Organismus ist, der sich daraus entwickelt, so wird auch der weitere Satz Billigung finden, dass die molekulare Structur der Kernsubstanz um so einfacher sein muss, je weniger differente Gebilde daraus hervorgehen sollen, dass also die Kernsubstanz der vorhin erwähnten, das gesammte Ektoderm potentia in sich enthaltende Furchungszelle des Regenwurms eine verwickeltere Molekularstructur besitzt, als die Kernsubstanz z. B. einer Epidermiszelle oder Nervenzelle. Man wird dies zugeben, wenn man sich vergegenwärtigt, dass in der molekularen Structur des Keimplasmas alle Einzelheiten des gesammten Organismus durch irgend eine specielle und eigenthümliche Anordnung der Molekülgruppen (Micelle Nägeli's) enthalten sein müssen, und nicht nur die sämtlichen quantitativen und qualitativen Charaktere der Art, sondern auch alle individuellen Variationen, soweit dieselben erblich sind. Das Grübchen im Kinn mancher menschlicher Familien, die physische Ursache aller noch so unscheinbaren erblichen Gewohnheiten, die vererbbaaren Talente und sonstigen Geistesanlagen, sie alle müssen in der winzigen Quantität von Keimplasma, welches der Kern einer Keimzelle birgt, enthalten sein, — nicht als vorgebildete Anlagen (Keimchen der Pangenesis), wohl aber als Abweichungen in der Molekularstructur; wäre dies nicht möglich, so könnten auch solche Charaktere nicht vererbt werden. Nun hat uns ja Nägeli in seinem an anregenden Gedankenfolgen überaus reichen Buch gezeigt, dass in der That auch in einem Volumen von einem Tausendstel Kubikmillimeter noch eine so enorme Zahl (400 Millionen) von Micellen angenommen werden dürfen, dass für die verschiedenartigsten und complicirtesten Anordnungen derselben die Möglichkeit gegeben ist. Es muss also das Keimplasma in den Keimzellen eines bestimmten Individuums einer Art durch irgend welche noch so geringfügige Verschiedenheiten seiner Molekularstructur sich von dem eines andern Individuums unterscheiden, während sich das Keim-

plasma der Art wiederum von dem Keimplasma aller andern Arten unterscheiden muss.

Diese Erwägungen lassen auf eine ausserordentlich hohe Complication der Molekularstructur des Keimplasmas aller höheren Thiere schliessen, und sie machen es wohl zugleich einleuchtend, dass diese Complication während der Ontogenese schrittweise abnehmen muss, in dem Maasse, als die Anlagen, welche aus einer Zelle noch hervorzugehen haben und deren molekularer Ausdruck das Kernplasma ist, weniger an Zahl werden. Man wird mir nicht eine Art von Einschachtelungstheorie vorwerfen wollen; ich meine nicht, dass vorgebildete Anlagen im Plasma der Kerne enthalten sind, die nun nach rechts und links hin während des Aufbaues der Organe abgegeben werden, so dass ihrer immer weniger werden im einzelnen Kern, je weiter die Entwicklung voranschreitet; ich meine vielmehr, dass die Complicirtheit der Molekularstructur abnimmt in dem Maasse, als die Entwicklungsmöglichkeiten, deren Ausdruck die Molekularstructur des Kerns ist, an Zahl abnehmen. Das Plasma, welches noch zu hundert verschiedenen Plasma-Modificationen durch verschiedene Gruppierung seiner Theilchen die Möglichkeit enthält, muss zahlreichere Arten und eine complicirtere Anordnung solcher Theilchen enthalten, als das Kernplasma, welches nur noch den Charakter einer einzigen Zellenart zu bestimmen hat. Zur Noth lässt sich der Vorgang der Kernplasma-Entwicklung während der Ontogenese mit einer Armee vergleichen, die aus mehreren Armee-corps zusammengesetzt ist, von denen jedes wieder seine eigenartigen Divisionen u. s. w. hat. Die ganze Armee ist das Kernplasma der Keimzelle; bei der ersten Zelltheilung, in die Urzelle des Ekto- und des Entoderms etwa, trennen sich die beiden ähnlich zusammengesetzten, aber doch verschiedene Entfaltungsmöglichkeiten enthaltenden Armeecorps, bei den folgenden Theilungen werden die Divisionen detachirt, bei späteren die Brigaden, Regimente, Bataillone, Compagnien u. s. w., und in dem Maasse, als die Truppenkörper einfacher werden,

verringert sich auch ihr Wirkungskreis, ihre Actionssphäre. Freilich hinkt das Gleichniss nach zwei Seiten, indem einmal nicht die Masse des Kernplasmas abnimmt, sondern nur seine Complication, und indem zweitens die Kraft einer Armee in erster Linie immer von ihrer numerischen Stärke und nicht von der Complicirtheit ihrer Zusammensetzung abhängt. Auch wird man sich nicht vorstellen dürfen, dass bei den ungleichen Kerntheilungen einfach eine Theilung der Molekularstructur stattfindet, wie das Herausziehen eines Regiments aus der Brigade, sondern die Molekularstructur des Mittelkerns wird sich so verändern, dass eine oder dass beide Theilhälften eine neue Structur erhalten, die früher noch gar nicht dagewesen war.

Meine Vorstellung von dem Verhalten des Idioplasmas in der Ontogenese unterscheidet sich von der Nägeli's nicht etwa bloß darin, dass dieser nur Veränderungen desselben in seinen „Spannungs- und Bewegungszuständen“ zulässt, sondern darin, dass derselbe sich das Idioplasma aus „Anlagen“ zusammengesetzt denkt. Offenbar hängt dies aufs genaueste zusammen mit seiner Vorstellung von der Einheit des Idioplasma-„Netzes“ im ganzen Körper, und er würde vielleicht auch zu einer andern Auffassung gekommen sein, wenn ihm schon die Thatsache vorgelegen hätte, dass das Idioplasma nur in den Kernen zu suchen ist. Seine Auffassung der Ontogenese geht am besten aus folgender Stelle hervor: „Sobald die ontogenetische Entwicklung beginnt, so werden die das erste Entwicklungsstadium bewirkenden Micellreihen im Idioplasma thätig. Das active Wachsthum dieser Reihen veranlasst zwar ein passives Wachsthum der übrigen Reihen, und eine Zunahme des ganzen Idioplasmas vielleicht auf ein Mehrfaches. Aber die beiden Wachsthumsintensitäten sind ungleich, und die Folge davon ist eine steigende Spannung, welche nothwendig und je nach Zahl, Anordnung und Energie der activen Reihen, früher oder später die Fortdauer des Processes zur Unmöglichkeit macht. Actives Wachsthum und Erregung gehen nun in Folge der Gleichgewichtsstörung in

die nächste Anlagegruppe, welche die als Reiz wirkende Spannung am stärksten empfindet, über, und dieser Wechsel wiederholt sich, bis alle Anlagegruppen durchlaufen sind und die ontogenetische Entwicklung mit dem Stadium der Fortpflanzung auch wieder bei dem ursprünglichen Keimstadium anlangt.“

Nägeli lässt also die verschiedenen Stadien der Ontogenese aus der Thätigkeit bestimmter Parthien des Idioplasmas hervorgehen; bestimmte „Micellreihen des Idioplasmas“ stellen die „Anlage“ bestimmter Bildungen im Organismus dar, und indem eine solche Anlage in „Erregung“ geräth, bringt sie die betreffende Bildung zu Stande. Ich gestehe, dass ich in dieser Vorstellungsweise doch immer noch eine Aehnlichkeit mit der Pangenesis-theorie Darwin's sehe; die „Anlagen“ und „Anlagengruppen“ Nägeli's sind die allerdings ungemein verfeinerten „Keimchen“ der Pangenesis, die in Thätigkeit treten, wenn ihre Reihe gekommen ist, wie Darwin sagt, oder wenn sie in „Erregung“ gerathen, wie Nägeli sagt. Wenn eine „Anlagengruppe“ durch ihr „actives Wachsthum“ oder ihre „Erregung ein gleiches actives Wachsthum, oder eine gleiche Erregung in der folgenden Gruppe herbeigeführt hat, so kann die erstere Gruppe mit diesem Uebergang zur Ruhe gelangen, oder sie kann neben ihrem Nachfolger noch längere oder kürzere Zeit thätig bleiben. Ihre Erregung kann selbst eine unbegrenzte Dauer annehmen, wie dies bei der Laubblattsprossbildung vieler Pflanzen der Fall ist.“

Man sieht, dass die ganze Vorstellung Nägeli's aufs innigste verwachsen ist mit der Annahme einer Einheit des gesammten Idioplasmas durch den Organismus hindurch. Nur dann kann bald diese, bald jene Parthie des Idioplasmas in Erregung gerathen und nun die ihr entsprechenden Organe zur Ausführung bringen. Sobald wir annehmen müssen, dass das Idioplasma, welches in einem Organismus enthalten ist, nicht ein direkt zusammenhängendes Ganzes darstellt, sondern aus Tausenden einzelner Kernplasmen sich zusammensetzt, welche erst durch Vermittlung der Zellkörper in Beziehung

treten, so müssen wir statt idioplasmatischer „Anlagen“ sagen: „ontogenetische Entwicklungsstufen des Idioplasmas“. Die verschiedenen Varietäten des Nucleoplasmas, wie sie in der Ontogenese entstehen, stellen gewissermaassen solche Anlagen dar, indem sie vermöge ihrer molekularen Beschaffenheit die Zellkörper, welche sie beherrschen, zu einer specifischen Beschaffenheit bestimmen und ebenso die Kern- und Zellfolgen, welche unter bestimmten Umständen aus ihnen hervorgehen können.

Nur in diesem Sinn könnte ich von Anlagen reden. Sonst aber kann ich mir nicht vorstellen, dass bestimmte Anlagen im Sinne Nägeli's im Idioplasma enthalten sein könnten. Wohl darf man vermuthen, dass z. B. das Idioplasma des Furchungskerns sich nicht sehr stark vom Idioplasma der zweiten ontogenetischen Stufe der beiden folgenden Furchungskerne unterscheiden wird, vielleicht werden nur einzelne „Micellreihen“ verschoben oder irgendwie anders geordnet. Aber die Micellreihen sind desshalb noch nicht die „Anlage“ des zweiten Stadiums gewesen, sondern die zweite ontogenetische Stufe des Idioplasmas unterscheidet sich von der ersten eben durch eine um Weniges verschiedene Configuration der Molekularstructur. Diese Structur bedingt wiederum unter normalen Entwicklungsverhältnissen die Veränderung zu den verschiedenen Molekularstructuren des Idioplasmas der dritten Stufe u. s. w.

Man wird meiner oben versuchten Beweisführung, dass das Idioplasma der verschiednen ontogenetischen Stufen eine immer einfachere Molekularstructur annehmen müsse, vielleicht entgegenhalten, dass sie mit dem biogenetischen Grundgesetz nicht stimme. Die Organisation der Arten hat doch im Laufe der Phylogenese im Ganzen an Complicirtheit ungemein zugenommen; wenn nun in der Ontogenese die phyletischen Stadien durchlaufen werden, so müsste doch — so scheint es — die Structur des Idioplasmas im Laufe der Ontogenese immer verwickelter werden, nicht aber immer einfacher. Dagegen ist aber zu erwägen, dass die Complicirtheit des

ganzen Organismus sich nicht durch die Molekularstructur des Idioplasmas eines einzelnen Zellkerns darstellt, sondern dass man dazu die Idioplasmen sämtlicher gleichzeitig vorhandener Zellkerne des Körpers zusammenzählen müsste. Die Keimzellen, d. h. das Keimkern-Idioplasma muss allerdings um so complicirter sein, je complicirter der Organismus ist, der daraus hervorgehen soll, die einzelnen Kernplasmen der ontogenetischen Stufen aber können relativ viel einfacher sein, ohne dass dadurch das gesammte Idioplasma des ganzen Organismus an Complication verlöre, weil eben nur alle Kernplasmen zusammengerechnet den Ausdruck der betreffenden Entwicklungsstufe geben.

Wenn nun also angenommen werden muss, dass der molekulare Bau des Kernplasmas im Laufe der Ontogenese immer einfacher wird, in dem Maasse, als dasselbe immer weniger verschiedene Entfaltungs-Möglichkeiten in sich zu enthalten braucht, so müssen die definitiven Gewebezellen, Muskel-, Nerven-, Sinnes-, Drüsenzellen den relativ einfachsten molekularen Bau ihres Kernplasmas besitzen, da aus ihnen keine neue Modification von Kernplasma mehr hervorgeht, da vielmehr solche Zellen, wenn sie sich überhaupt fortpflanzen, nur noch ihres Gleichen erzeugen.

Damit bin ich wieder an der Frage angelangt, auf welche es mir vor Allem anzukommen scheint: wie entstehen die Keimzellen im Organismus, wie ist es möglich, dass aus dem Kernplasma der Zellen des Körpers, welches doch durch stete Vereinfachung seiner Molekularstructur seine Fähigkeit, den ganzen Körper hervorzubringen, längst verloren hat, sich wieder das Kernplasma der Keimzelle bildet mit seiner alle specifischen und individuellen Eigenschaften potentia enthaltenden, unendlich complicirten Molekularstructur? Ich gestehe, dass mir dies ganz undenkbar vorkommt; ich sehe nicht ein, welche Kraft es zu Wege bringen sollte, das gewissermaassen auf eine einzige Zellart vereinfachte, specialisirte Kernplasma der somatischen Zellen — und aus solchen besteht ja der gesammte Organismus nach

Abrechnung der Fortpflanzungszellen — wieder in das generelle Keimplasma zurückzuverwandeln.

Diese Schwierigkeit ist auch von Andern schon gefühlt worden. Ich habe schon oben auf die Ansicht von Nussbaum¹⁾ hingewiesen, der von dem Gedanken ausging, dass Zellen, die bereits für eine specielle Function differenzirt sind, nicht wohl zu Geschlechtszellen mehr sich umwandeln können, und daraus dann weiter ableitete, dass die Geschlechtszellen sich „zu einer sehr frühen Zeit — vor jeder histologischen Differenzirung — in der embryonalen Anlage“ von den übrigen Zellen schon absondern müssten. Valaoritis²⁾ wurde durch denselben Gedanken, die Umwandlung histologisch differenzirter Zellen zu Geschlechtszellen sei unmöglich, zu der Annahme verleitet, die Geschlechtszellen der Wirbelthiere entstünden aus weissen Blutzellen, da er diese für möglichst wenig differenzirt ansah. Beide Ansichten sind nicht haltbar, die erstere desshalb nicht, weil thatsächlich die Sexualzellen aller Pflanzen und die der meisten Thiere nicht schon von vornherein sich von den somatischen Zellen absondern, die zweite aber desshalb, weil ihr die Thatsachen widersprechen, weil die Sexualzellen der Wirbelthiere eben nicht aus Blutzellen hervorgehen, sondern aus dem Keimepithel. Aber wenn das auch nicht sicher wäre, müsste man doch aus rein theoretischen Gründen behaupten, dass eine Umwandlung beliebiger Blutzellen zu Keimzellen nicht möglich sei, und zwar desshalb, weil es ein grosser Irrthum ist, diese Blutzellen für histologisch undifferenzirt und ihr bestimmendes Plasma für dem Keimplasma gleich zu erachten. Es gibt im Organismus überhaupt keine undifferenzirten Zellen in diesem Sinne, sie haben alle einen bestimmten Grad von Differenzirung, mag dieselbe nun eine eng begrenzte, einseitige, oder eine mehr vielseitige sein, vor Allem liegen sie alle ohne Ausnahme weit von der Eizelle ab, die ihnen den Ursprung

¹⁾ Arch. mikr. Anat. Bd. XVIII u. XXIII.

²⁾ Valaoritis, „Die Genesis des Thier-Eies“. Leipzig 1882.

gab, sind alle durch zahlreiche Zellgenerationen von ihr getrennt. Das heisst aber nichts Anderes, als dass ihr Idioplasma weit abweicht in seiner Beschaffenheit von dem der Eizelle, vom Keimplasma. Schon die Kerne der zwei ersten Furchungskugeln können nicht dasselbe Idioplasma enthalten, welches der Furchungskern enthielt, geschweige denn irgend eine der später entstehenden Embryonalzellen. Nothwendigerweise muss sich die Beschaffenheit des Idioplasmas im Laufe der embryonalen Entwicklung immer weiter von der des Furchungskerns entfernen, nur die des Furchungskerns ist aber Keimplasma, d. h. enthält die Structur, aus deren Wachsthum wieder ein ganzer Organismus hervorgehen kann. Es scheint freilich, als ob Manche es für selbstverständlich halten, dass jede „embryonale“ Zelle den ganzen Organismus unter günstigen Verhältnissen wieder hervorbringen könne; genauere Ueberlegung ergibt aber, dass dazu nicht einmal diejenigen Embryonalzellen im Stande sein können, die dem Ei noch am nächsten stehen: die beiden ersten Furchungszellen¹⁾. Man braucht nur daran zu denken, dass in manchen Fällen aus der einen derselben das Ektoderm des Thieres, aus der andern das Entoderm hervorgeht, um eine solche Annahme fallen zu lassen und zuzugeben, dass das Idioplasma schon der beiden ersten Embryonalzellen verschieden sein muss und nicht mehr die Fähigkeit besitzen kann, aus sich allein den ganzen Organismus zu erzeugen. Wenn aber die dem Ei noch am nächsten stehenden Zellen dies nicht vermögen, wie sollte es eine der späteren Embryonalzellen vermögen, oder gar irgend welche Zellen des ausgebildeten Thierleibes? Man spricht ja allerdings oft genug von Zellen „von embryonalem Charakter“,

¹⁾ Wir wissen heute, dass die ersten Furchungszellen der Ascidien und Seeigel dennoch dazu im Stande sind. Die Versuche von Chabry und Driesch beweisen es; sie widerlegen aber nicht die obigen Schlussfolgerungen, weil es sich dabei um besondere Ausrüstungen dieser Zellen handelt. W. 1892.

und erst kürzlich hat von Kolliker¹⁾ eine ganze Liste solcher Zellen gegeben, worunter sich Osteoblasten, Knorpelzellen, lymphoide Zellen, Bindsbstanzzellen befinden; aber gesetzt, diese Zellen verdienten wirklich diese Bezeichnung, was nützte dies zur Erklärung der Keimzellenbildung, da doch ihr Idioplasma weit verschieden sein muss von dem einer Keimzelle?

Es ist eine Täuschung, wenn man glaubt, irgend Etwas von der Bildung der Keimzellen begriffen zu haben, wenn man auf die Zellen von „embryonalem Charakter“ hinweist, die im Körper des reifen Organismus enthalten sein sollen. Ich weiss wohl, dass es Zellen von sehr scharf ausgeprägter histologischer Differenzirung gibt und solche von sehr schwach ausgeprägter; die Schwierigkeit aber, Keimzellen aus ihnen entstehen zu lassen, ist bei den letzteren um gar Nichts geringer als bei den ersteren; sie enthalten beide Idioplasma von anderer Beschaffenheit als die Keimzelle, und ehe nicht erwiesen wird, dass „somatisches“ Idioplasma überhaupt rückverwandelt werden kann in Keim-Idioplasma, haben wir kein Recht, aus einer von ihnen Keimzellen entstehen zu lassen.

Dasselbe gilt auch für die eigentlichen „embryonalen“ Zellen, d. h. die Zellen des Embryo, und aus diesem Grunde erscheinen mir jetzt jene Fälle von frühzeitiger Trennung der Sexualzellen von den somatischen Zellen, wie ich sie wiederholt als Hinweise auf die Continuität des Keimplasmas geltend machte, an und für sich nicht mehr von so entscheidender Bedeutung, wie zu der Zeit, als wir über die Localisation des Idioplasmas in den Kernen noch nicht im Klaren waren. In den meisten dieser Fälle sondern sich nämlich die Keimzellen nicht schon im Beginn der Embryogenese von den übrigen Zellen, sondern erst in ihrem ferneren Verlauf. Nur die Polzellen der Dipteren machen davon eine Ausnahme. Wie

¹⁾ Kolliker, „Die Bedeutung der Zellkerne“ etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42.

Robin¹⁾ und ich selbst²⁾ vor langer Zeit schon nachwiesen, sind sie die ersten Zellen, welche sich überhaupt im Ei bilden, und nach späteren Beobachtungen von Mecznirow³⁾ und Balbiani⁴⁾ werden sie zu den Sexualdrüsen des Embryos. Hier liegt also wirkliche direkte Continuität des Keimplasmas vor; aus dem Kern der Eizelle gehen direkt die Kerne der Polzellen hervor, und Nichts steht der Annahme im Wege, dass die letzteren das Idioplasma des Furchungskerns unverändert übernehmen und mit ihm die Vererbungstendenzen, deren Träger es ist. In allen andern Fällen aber gehen die Keimzellen durch Theilung späterer Embryonalzellen hervor, und da diese selbst einer späteren ontogenetischen Stufe des Idioplasmas angehören, so kann hier eine Continuität des Keimplasmas nur dann gefolgert werden, wenn man mit mir annimmt, dass ein kleiner Theil des Keimplasmas bei der Theilung des Furchungskerns unverändert und dem Idioplasma gewisser Zellfolgen beigemischt bleibt, und dass die Bildung wirklicher Keimzellen dadurch zu Stande kommt, dass im Verlauf dieser Zellfolgen und Zelltheilungen zu irgend einer Zeit Zellen gebildet werden, in denen das Keimplasma zur Herrschaft gelangt. Sobald man aber diese Annahme machen muss, ist es theoretisch ganz gleichgültig, ob das reservirte Keimplasma in der dritten, zehnten, hundertsten oder millionsten Zellgeneration zur Herrschaft gelangt. Desshalb sind jene Fälle früher Abtrennung der Keimzellen durchaus kein Beweis dafür, dass hier ein direkter Zusammenhang der elterlichen und der kindlichen Keimzelle vorliegt, denn eine Zelle, deren Nachkommen zum Theil somatische Zellen werden, zum Theil Keimzellen, kann selbst die Natur einer Keimzelle noch nicht besitzen. Wohl aber kann sie Keim-Idioplasma mit sich führen und dadurch die Vererbungssubstanz vom elterlichen auf den kindlichen Keim übertragen.

¹⁾ Compt. rend. Tom. 54, p. 150.

²⁾ Entwickl. d. Dipteren. Leipzig 1864.

³⁾ Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI, p. 389 (1866).

⁴⁾ Compt. rend. 13. Nov. 1882.

Will man aber diese Annahme nicht machen, dann bleibt Nichts übrig, als dem Idioplasma der verschiedenen ontogenetischen Stufen die Fähigkeit zuzuschreiben, sich wieder in die erste Stufe, d. h. in Keimplasma, zurückzuverwandeln. Strasburger lässt denn auch die Zellkerne (d. h. deren Idioplasma) sich im Laufe der Ontogenese verändern und am Schluss der Ontogenese wieder „zum Keimstadium zurückkehren“. Schon die blosse Wahrscheinlichkeitsrechnung spricht aber gegen eine solche Möglichkeit. Nehmen wir z. B. einmal an, das Idioplasma der Keimzelle, das Keimplasma, werde durch 10 verschiedene Bestimmungsstücke definirt, von denen jedes wieder zwei Möglichkeiten darbiete, so wäre die Wahrscheinlichkeit, dass eine bestimmte Combination eintritt, gleich $\frac{1}{2^{10}} = \frac{1}{1024}$; das heisst, die Rückverwandlung eines somatischen Idioplasmas in Keimplasma wird unter 1024 Versuchen ein Mal gelingen, sie wird folglich nie zur Regel werden können. Nun leuchtet es aber ein, dass man für die complicirte Structur des Keimplasmas, welche die ganze Individualität des Erzeugers bis zur „Porträtähnlichkeit“ potentia in sich enthält, nicht mit 10 Bestimmungsstücken ausreicht, sondern deren eine überaus grosse Anzahl setzen muss, und weiter, dass auch die Möglichkeiten der einzelnen Bestimmungsstücke viel grösser als zwei angenommen werden müssen nach der Formel $\frac{1^n}{p}$, wobei p die Möglichkeiten, n die Bestimmungsstücke sind. Wir bekommen dann also bei sehr mässiger Steigerung von p und n schon so geringe Wahrscheinlichkeiten, dass sie gradezu die Annahme einer Rückverwandlung somatischen Idioplasmas in Keimplasma ausschliessen.

Man wird mir einwerfen, dass in den Fällen frühzeitiger Trennung der Keimzellen von den somatischen Zellen diese Rückverwandlung viel wahrscheinlicher sei. Das wäre sie in der That, und es liesse sich Nichts gegen die Möglichkeit sagen, dass das Idioplasma der dritten Zellgeneration etwa den Schritt zum Keimplasma zurückthäte, obgleich natürlich

mit der Möglichkeit noch keineswegs die Wirklichkeit solchen Geschehens bewiesen wäre. Allein wo sind die zahlreichen Fälle, in denen die Sexualzellen so früh schon sich sondern? wie selten trennen sich die Sexualzellen auch nur schon im Verlauf der eigentlichen Furchung des Eies? Bei Daphniden (Moina) geschieht dies im fünften Furchungsstadium¹⁾, immerhin noch ungewöhnlich früh, aber doch erst, nachdem bereits fünf Mal das Idioplasma seine Molekularstructur geändert hat; bei Sagitta²⁾ erfolgt die Abtrennung erst zur Zeit der Einstülpung des Urdarms, d. h. nachdem bereits mehrere Hundert Embryonalzellen gebildet sind, nachdem also das Keimplasma seine Molekularstructur zehn oder mehr Mal geändert hat. In den meisten Fällen aber erfolgt die Trennung viel später, und bei Hydroiden erst nach Hunderten oder Tausenden von Zellgenerationen, ebenso wie bei den höheren Pflanzen, wo ja die Erzeugung von Keimzellen ans Ende der Ontogenese fällt. Die Wahrscheinlichkeit einer Rückverwandlung irgend einer Art von somatischem Idioplasma zum Keimplasma wird hier unendlich klein.

Diese Erwägungen beziehen sich allerdings nur auf plötzliche, sprungweise Umwandlung des Idioplasmas. Liesse sich nachweisen, dass hier wirklich eine cyklische Entwicklung vorläge und nicht blos der Schein einer solchen, so wäre Nichts gegen die Rückverwandlung einzuwenden. Es ist nun zwar in neuester Zeit von Minot³⁾ behauptet worden, alle Entwicklung sei cyklisch, dem ist aber offenbar nicht so, wie denn schon Nägeli hervorgehoben hat, dass es auch gradlinige Entwicklungsbahnen gibt, oder überhaupt solche, die nicht in sich zurücklaufen. Die phyletische Entwicklung der gesamten Organismenwelt gibt ein klares Beispiel für eine Entwicklung der letzteren Art. Denn wenn dieselbe auch noch lange nicht abgelaufen ist, so kann man doch voraussehen,

1) Grobben, Arbeiten d. Wiener zool. Instituts, Bd. II, p. 203.

2) Bütschli, Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. XXIII, p. 409.

3) „Science“ Vol. IV, Nr. 90, 1884.

dass sie niemals in der Weise umkehren wird, dass sie durch dieselben Phasen hindurch rückwärts wieder zu ihrem Anfangspunkt gelange. Niemand wird für möglich halten, dass die heutigen Phanerogamen im Laufe der Erdgeschichte wieder alle Stadien ihrer phyletischen Entwicklung in rücklaufender Reihenfolge durchmachen und auf diese Weise wieder zur Form von einzelligen Algen und Moneren zurückkehren werden; oder dass die heutigen placentalen Säuger wieder zu Beutelsäugern, Monotremen, säugerartigen Reptilien u. s. w., bis schliesslich zu Würmern und Moneren herabsinken werden. Warum sollte aber, was in der Phylogenese unmöglich scheint, in der Ontogenese stattfinden können, und abgesehen davon, ob es möglich scheint oder nicht: wo sind die Beweise dafür, dass es stattfindet? Wenn sich zeigen liesse, dass vom Nucleoplasma jener somatischen Zellen, die sich z. B. bei den Hydroiden zu Keimzellen umwandeln, zahlreiche Entwicklungsstufen zurückführten zum Nucleoplasma der Keimzellen, so wäre das ein Beweis. Nun können wir ja allerdings die Differenzen in der Structur des Idioplasmas höchstens aus seinen Wirkungen auf den Zellkörper, nicht aber direkt erkennen, aber auch der Zellkörper zeigt uns nichts Derartiges. Hat die Vorwärtsentwicklung so zahlreiche Stufen nöthig gehabt durch den Furchungsprocess, den ganzen Aufbau des Embryos hindurch u. s. w., so berechtigt Nichts zu der Annahme, dass die Rückwärtsentwicklung mit einem Sprunge geschehen könnte; es müssten also doch mindestens von jenen Gewebezellen von „embryonalem Charakter“, die sich zu Urkeimzellen ausbilden, die Hauptphasen ihrer Ontogenie wieder rückwärts durchgemacht werden. Eine plötzliche Umwandlung des Nucleoplasmas einer somatischen Zelle zum Kernplasma der Keimzelle würde kaum ein grösseres Wunder sein, als die eines Säugers zu einer Amöbe. Von solchen Rückentwicklungsstufen ist nun aber Nichts zu erkennen, vielmehr — wenn wir von dem Aussehen der ganzen Zelle auf die Structur ihres Kern-Idioplasmas schliessen dürfen — geht die Entwicklung einer Urkeimzelle vom Moment

ihrer erkennbaren Differenzirung an stetig vorwärts bis zur ausgeprägten männlichen oder weiblichen Geschlechtszelle hin.

Ich weiss wohl, dass von Strasburger gesagt wurde, bei der letzten Reifung der Geschlechtszellen „kehre die Substanz der Zellkerne wieder zu dem Zustand zurück, den sie zu Beginn der ontogenetischen Entwicklung besass“, aber das ist kein Beweis, sondern nur eine im Dienste der Theorie gemachte Annahme. Ich weiss auch wohl, dass Nussbaum und Andre bei der Bildung der Spermatozoen höherer Thiere auf einem gewissen Entwicklungsstadium eine rückläufige Entwicklung einsetzen lassen; aber selbst wenn diese Deutung richtig wäre, würde diese Rückwärtsentwicklung doch nur bis zur Urkeimzelle führen, würde also unerklärt lassen, wie das Idioplasma dieser Zelle sich nun weiter zu Keimplasma umwandelt; das wäre aber gerade die Hauptsache, wenn man eben nicht mit mir die Annahme machen will, dass in ihr noch unverändertes Keimplasma enthalten ist. — Alle Versuche, eine solche Rückverwandlung somatischen Kernplasmas in Keimplasma wahrscheinlich zu machen, scheitern schliesslich an den Verhältnissen bei den Hydroiden, bei welchen von zahllosen sogenannten „embryonalen“ Zellen des Körpers nur ganz bestimmte die Fähigkeit haben, zu Urkeimzellen zu werden, die übrigen nicht.

Ich muss desshalb die Vorstellung, dass somatisches Kernplasma sich wieder rückwärts in Keimplasma umwandeln könnte, jene Vorstellung, die man etwa als „Kreislauf des Keimplasmas“ bezeichnen könnte, für irrig halten.

Dieselbe ist übrigens auch phylogenetisch begründet worden, und zwar von Nägeli. Die phyletische Entwicklung der Organismen beruht nach seiner Auffassung auf einer stetigen, äusserst langsam erfolgenden und nur periodisch sichtbar werdenden Veränderung des Idioplasmas in der Richtung grösserer Complicirtheit. Der Fortschritt von einer Stufe zur andern wird nun im Allgemeinen dadurch bedingt, dass „die allerletzte Anlage der Ontogenie, welche die Ablösung der Keime bedingt, auf der höheren Stufe um eine oder

mehrere Zellgenerationen später eintritt“. „Die allerletzte Anlage, welche die Ablösung der Keime bedingt, bleibt hierbei die nämliche, und es wird nur unmittelbar vor derselben die Reihe der Entfaltungen verlängert“. Ich glaube, dass hier Nägeli durch die ihm natürlich am stärksten sich aufdrängenden Verhältnisse bei den Pflanzen allzu ausschliesslich beeinflusst worden ist. Bei diesen, besonders bei den höheren Pflanzen, werden freilich die Keimzellen gewissermaassen am Ende der Ontogenese erst angelegt; bei den Thieren aber ist es in sehr zahlreichen, ja in den meisten Fällen nicht so; die Keimzellen werden vielmehr, wie mehrfach erwähnt, schon in der Embryogenese, zuweilen schon ganz im Anfang der Entwicklung von den Körperzellen getrennt, und es lässt sich deutlich erkennen, dass dies die ursprüngliche, phyletisch älteste Art der Keimzellenbildung gewesen sein muss. Soweit wir wenigstens bis heute die Thatsachen überblicken, findet die Anlage der Keimzellen nur dann erst nach der Embryogenese statt, wenn Stockbildung mit oder ohne Generationswechsel, oder aber Generationswechsel ohne Stockbildung stattfindet; aber auch in dem letzteren Fall nicht immer. Im Polypenstock bilden sich die Keimzellen erst in den späteren Generationen von Polypen, nicht schon in dem ersten, aus dem Ei entwickelten Begründer der Colonie, ebenso in Siphonophorenstöcken, auch in manchen Fällen lang ausgezogener Metamorphose (Echinodermen) scheinen die Keimzellen erst spät zu entstehen, aber in vielen andern Fällen von Metamorphose (Insekten) entstehen sie schon während der Embryogenese. Nun ist es aber klar, dass die phyletische Entstehung von Stöcken oder Cormen derjenigen einzelner Personen nachgefolgt sein muss, dass diese letzteren uns also den ursprünglicheren Modus der Keimzellenbildung darstellen. Die Keimzellen sind somit ursprünglich nicht am Ende der Ontogenese entstanden, sondern am Anfang, gleichzeitig mit den Zellen, welche ich als die somatischen, die Körperzellen, ihnen gegenüber stelle.

Dass dem so ist, lehren grade auch manche niedere

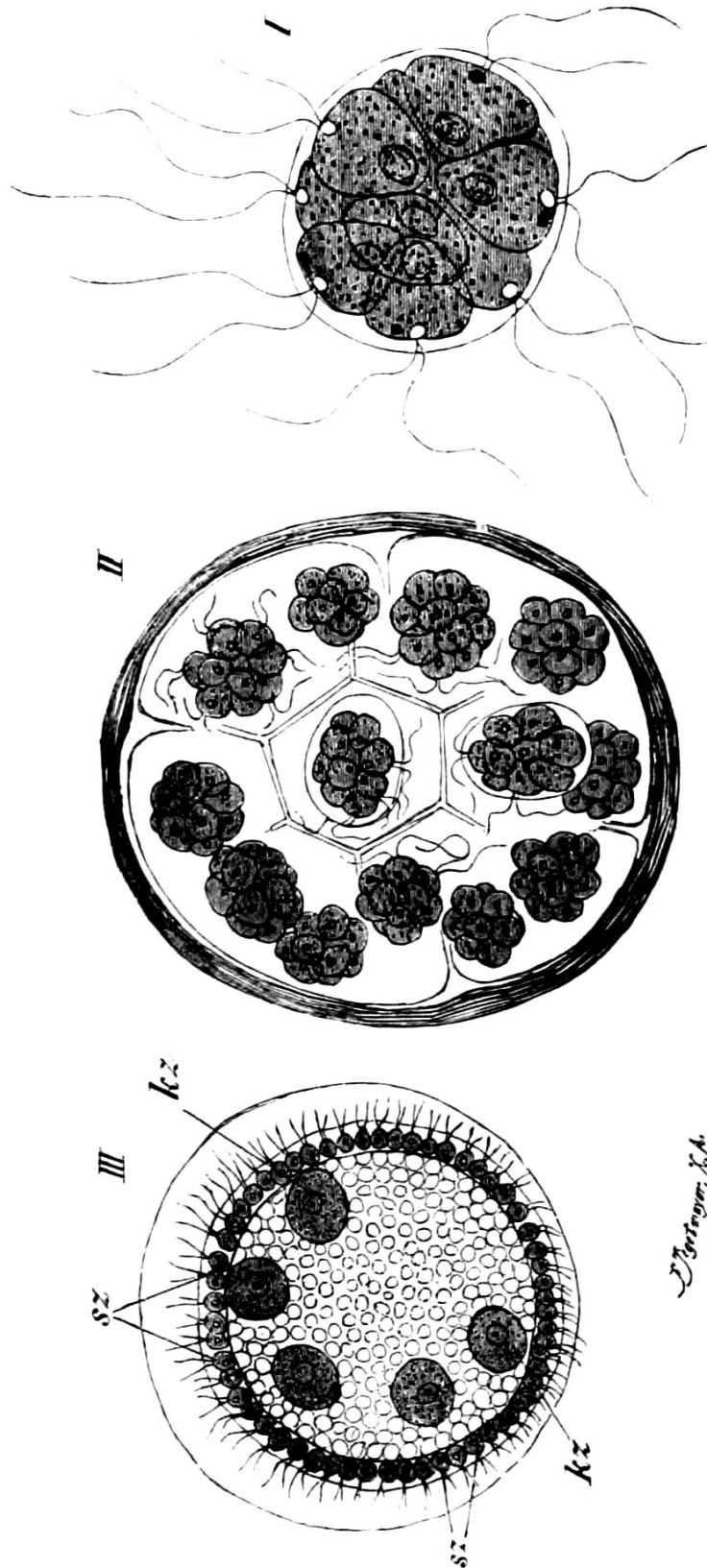
Pflanzenformen, oder doch chlorophyllhaltige Organismen, und diese illustriren, wie mir scheint, vortrefflich die Vorstellung von der phyletischen Entstehung der Keimzellen, wie ich sie in meinen früheren Darstellungen zu geben versucht habe.

Die phyletische Entstehung der ersten Keimzellen fällt offenbar zusammen mit der der ersten durch Arbeitstheilung differenzirten vielzelligen Organismen¹⁾. Wenn man deshalb das genetische Verhältniss der Keimzellen zu den Körperzellen ergründen will, wird man sich nicht darauf beschränken dürfen, die bereits ausgebildeten und hoch differenzirten vielzelligen Bionten allein ins Auge zu fassen, sondern man wird die phyletischen Uebergangsformen zu Rathe ziehen müssen. Wir kennen ja neben den einzellebenden Einzelligen auch Colonien von Einzelligen, bei welchen jede der sie zusammensetzenden Zellen der andern gleich ist, morphologisch und physiologisch; jede ernährt sich, bewegt sich und jede vermag unter bestimmten Bedingungen sich fortzupflanzen, d. h. eine Theilung einzugehen, welche zur Bildung einer neuen Colonie führt. Eine solche Homoplastide (Götte) ist z. B. die Volvocinen-Gattung *Pandorina* (Holzschnitt 1), eine kugliche Colonie ganz gleicher Geisselzellen mit Augenpunkt, Chlorophyllinhalt und pulsirender Vacuole, in eine gemeinsame farblose Gallerte eingebettet. Diese Colonien pflanzen sich abwechselnd auf ungeschlechtlichem und auf geschlechtlichem Wege fort, wenn auch in letzterem Falle die sich copulirenden Schwärmzellen noch nicht als männliche und weibliche sicher unterschieden werden können. In beiden Fällen aber verhält sich also jede Zelle der Colonie hier noch wie ein einzelliges Bion, eine jede ist noch Fortpflanzungszelle.

Es ist nun sehr interessant, dass bei einer derselben Familie angehörigen Gattung der Schritt von der Homoplastiden-

¹⁾ Was man bei den Einzelligen als Keime bezeichnet, sind encystirte Individuen, die zuweilen zwar durch geringere Grösse, auch durch einfachere Bildung (Gregariniden), sich vom erwachsenen Bion unterscheiden, die aber die gleiche morphologische Individualitätsstufe darstellen, wie diese.

zur Heteroplastiden-Stufe vollzogen, und die Scheidung in Körper- und Fortpflanzungszellen durchgeführt ist. Bei *Volvox* (Holzschnitt 2) besteht die kugliche Colonie aus



I. *Pandorina morum* nach Pringsheim, eine schwärmende Familie.

II. Eine solche in 16 Tochterfamilien getheilt, alle Zellen gleich.

III. Ein junges Individuum von *Volvox minor* nach Stein, noch umschlossen von der Hülle der Parthenogenidie. Die Zellen in *sz*, somatische und in *kz*, Keimzellen gesondert.

zweierlei Zellenarten, aus den kleinen, zu Hunderten vorhandenen Geisselzellen und aus den viel weniger zahlreichen, grossen geissellosen Keimzellen. Die letzteren allein können die Bildung einer neuen Volvoxkugel hervorrufen, und zwar geschieht dies auch hier abwechselnd auf ungeschlechtlichem Weg, oder nach regelrechter Befruchtung grosser Eizellen durch kleine, bewegliche Spermatozoen. Dieser letztere Punkt, die geschlechtliche Differenzirung der Keimzellen, ist für die hier ins Auge gefasste Frage gleichgültig; es kommt vor Allem darauf an, ob hier, an der Wurzel der Heteroplastiden, die Keimzellen, mögen sie nun geschlechtlich differenziert sein oder nicht, am Ende der Ontogenese und aus den somatischen Zellen entstehen, oder ob sich das Material der in die Embryogenese eintretenden mütterlichen Keimzelle von Anfang an scheidet in somatische und in Keimzellen. Das Erstere würde Nägeli's Ansicht entsprechen, das Letztere der meinigen. Nun wird aber von Kirchner¹⁾ bestimmt angegeben, dass bei der Furchung des befruchteten Volvoxeeies sich die Keimzellen schon während der Embryonalentwicklung, d. h. vor dem Ausschlüpfen der jungen Heteroplastide aus der Eihülle, differenzieren; wir werden uns also die phyletische Entstehung der ersten Heteroplastiden nicht anders vorstellen können, als ich sie früher — ohne dass mir damals schon dieses frappante Beispiel gegenwärtig gewesen wäre — theoretisch dargelegt habe; das Keimplasma (Nucleoplasma), einer der Pandorina ähnlichen Homoplastide, muss sich im Laufe der Phylogenese in der Weise in seiner Molekularstruktur geändert haben, dass die Zellencolonie, welche durch Theilung ontogenetisch aus ihr hervorging, nicht mehr, wie bisher, aus identischen, sondern aus zwei verschiedenen Zellenarten bestand, von denen nur die eine, die Keimzellen, noch der mütterlichen Keimzelle gleich waren, die andern aber die Fähigkeit, das Ganze hervorzubringen, aufgegeben hatten und

¹⁾ Vergleiche: Bütschli in Bronn's „Klassen und Ordnungen“, Bd. 1, p. 777.

nur höchstens noch ihres Gleichen durch Theilung hervorbrachten. Hier bei *Volvox* scheint mir der bestimmte Beweis vorzuliegen, dass bei der phyletischen Entstehung der Heteroplastiden die somatischen Zellen nicht, wie Nägeli meint, in der Ontogenese zwischen Mutterkeimzelle und Tochterkeimzellen eingeschoben worden sind, sondern dass sie direkt aus der Mutterkeimzelle hervorgingen, Stücke von ihr waren, ganz so, wie dies bei *Pandorina* heute noch der Fall ist. Damit ist aber die Continuität des Keimplasmas für den Anfang der phyletischen Entwicklungsreihe wenigstens festgestellt.

Dass sich später dann die Zeit der Trennung beider Zellenarten von einander verschoben haben muss, beweist die schon oft erwähnte Thatsache, dass bei den meisten höheren Organismen diese Trennung später stattfindet, häufig sogar sehr spät, am Ende der ganzen Ontogenese. In dieser Beziehung sind die sicher bekannten Fälle früherer Abtrennung von grossem Werth, weil sie die extremen Fälle mit einander verbinden. Es kann keine Rede davon sein, dass die Keimzellen der Hydroiden, oder der höheren Pflanzen als indifferente und desshalb noch nicht unterscheidbare Zellen schon von der Embryogenese an vorhanden seien und sich später nur differenzirten. Dem widerspricht schon die einfachste mathematische Erwägung in Verbindung mit der Beobachtung, dass keine der verhältnissmässig wenigen Zellen des Embryo von der ungeheuren Vermehrung durch Theilung ausgeschlossen bleiben kann, damit die grosse Zahl durch Knospung entstehender Tochterindividuen zu Stande komme, welche einen Polypenstock ausmachen. Die Geschlechtsknospe einer *Coryne* entsteht an einer Stelle des Polypenköpfchens, die sich durch Nichts von den danebenliegenden auszeichnet; eine einfache Lage von Ektodermzellen, eine ebensolche von Entodermzellen bildet die Leibeswand des Thieres an dieser Stelle. Dann aber tritt ein kleiner Kreis dieser Zellen in lebhafte Vermehrung ein, es entsteht eine Zellwucherung, und unter den so entstandenen jungen Zellen bilden dann einige sich zu

Keimzellen um. Sie waren als besondere Zellen vorher nicht da.

Es ist desshalb auch verbaliter und streng genommen nicht richtig, wenn ich bisher den Satz aufstellte, die Keimzellen seien unsterblich; sie enthalten nur den unsterblichen Theil des Organismus, das Keimplasma, nur dieses, das Idioplasma der Keimzellen, ist unsterblich, und wenn es auch, soweit wir wissen, jederzeit von einem Zellkörper umgeben ist, so beherrscht es doch nicht jederzeit diesen Zellkörper und drückt ihm den Stempel der Keimzelle auf. Das verändert indessen nichts Wesentliches in der Auffassung dieser Verhältnisse, und man darf auch heute noch die Keimzellen als den unsterblichen Theil des Metazoenkörpers den vergänglichen somatischen Zellen gegenüberstellen. Wenn Wesen und Charakter einer Zelle nicht im Zellkörper, sondern in der Substanz des Zellkerns ihren bestimmenden Grund haben, dann ist die Unvergänglichkeit der Keimzellen gewahrt, wenn auch nur dieses continuirlich von einer Generation auf die andere geht.

G. Jäger¹⁾ hat zuerst den Gedanken ausgesprochen, dass der Körper der höheren Organismen aus zweierlei Zellen bestehe, aus „ontogenetischen“ und „phylogenetischen“, und dass die letzteren, die Fortpflanzungszellen, nicht ein Produkt der ersteren, der Körperzellen sind, sondern dass sie direkt von der elterlichen Keimzelle abstammen. Er nahm als

¹⁾ Gustav Jäger, „Lehrbuch der allgemeinen Zoologie“, Leipzig 1878, II. Abtheilung. — Es ist wohl die Schuld der zügellosen und oberflächlichen Speculationslust des Verfassers, dass die guten Gedankenkerne seines Buchs unbeachtet und ohne Nachwirkung geblieben sind. Mir wenigstens ist sein oben angeführter Gedanke erst jetzt bekannt geworden, und auch M. Nussbaum scheint völlig unabhängig von Jäger auf dieselbe Anschauung gekommen zu sein. Eine Durcharbeitung derselben ist übrigens von Letzterem auch nicht versucht worden; vielmehr folgen dann sofort recht werthlose Betrachtungen, wie z. B. die, dass die „ontogenetische“ und die „phylogenetische Gruppe in concentrischem Verhältniss zu einander stehen“! Warum nicht lieber in dreieckigem oder viereckigem Verhältniss?

erwiesen an, dass die „Bildung der Zeugungsstoffe bei einem Thiere schon in die ersten Stadien seines Embryonallebens fällt“, und glaubte damit den Zusammenhang des elterlichen und kindlichen Keimprotoplasmas festgestellt zu haben. Wie in der Einleitung schon erwähnt wurde, nahm dann später M. Nussbaum diesen Gedanken wieder auf, und zwar auf derselben Grundlage einer Continuität der Keimzellen. Auch er nahm an, es theile sich „das gefurchte Ei in das Zellenmaterial des Individuums und in die Zellen für die Erhaltung der Art“, und stützte diese Ansicht auf die wenigen bekannten Fälle früher, schon in die erste Zeit der Embryonalbildung fallender Abspaltung der Geschlechtszellen. Er hielt auch später noch an dieser Ansicht fest, als durch meine Untersuchungen an Hydromedusen nachgewiesen war, dass die Geschlechtszellen sich keineswegs immer schon in der Embryonalperiode von den somatischen Zellen trennen, sondern oft sehr viel später. Dennoch zeigen nicht nur die Hydroiden und die diesen sich ähnlich verhaltenden phanerogamen Pflanzen, dass eine direkte Herleitung der kindlichen von der elterlichen Keimzelle als Zellen den Thatsachen nicht entspricht, sondern die von Jäger und Nussbaum angeführten Fälle früher Abspaltung der Keimzellen beweisen dasselbe. In den allerseltensten Fällen gehen heute noch die Keimzellen direkt aus der elterlichen Eizelle hervor (Dipteren); wenn sie aber auch nur wenige Zellgenerationen später sich abspalten, so ist der postulierte Zusammenhang von elterlicher und kindlicher Keimzelle unterbrochen, denn eine Embryonalzelle, deren Nachkommen nur zum Theil Keimzellen werden, zum andern Theil aber somatische Zellen, kann unmöglich die Natur einer Keimzelle besitzen, ihr Idioplasma kann dem der elterlichen Keimzelle nicht gleich sein; ich brauche nur auf das zu verweisen, was oben über die ontogenetischen Stufen des Idioplasmas gesagt wurde. Ein Zusammenhang zwischen der Keimsubstanz des „Elters“ (Nägeli) und des Kindes ist auch hier nur dann herzustellen, wenn man eine Beimischung unveränderten Keimplasmas zu dem somatischen Kernplasma

gewisser Zellenfolgen zugibt. Der Grundgedanke von Jäger und Nussbaum ist — wie ich glaube — vollkommen richtig, es ist derselbe Gedanke, der auch mich zur Vorstellung einer „Continuität des Keimplasmas“ geführt hat, dass nämlich die Vererbung nur auf Grundlage einer solchen Annahme begreiflich wird, aber die Art, wie sie ihn realisirt dachten, entspricht nicht den Thatsachen. Dies zeigt sich auch darin, wenn Nussbaum meint, „dass aus dem Zellmaterial des Individuums keine einzige Samen- oder Eizelle hervorgehen“ könne. Dies geschieht vielmehr nicht nur bei Hydroiden und Phanerogamen unzweifelhaft, sondern auch in zahlreichen andern Fällen, freilich aber nicht aus irgend einer „indifferenten“ Zelle von „embryonalem Charakter“, sondern aus ganz bestimmten Zellen und unter Umständen, welche uns gestatten, mit aller Sicherheit zu schliessen, dass sie dazu im Voraus bestimmt sind, d. h. dass sie Keimplasma beigemengt erhalten, welches sie allein befähigt, zu Keimzellen zu werden.

Wenn ich aus meinen Hydroiden-Untersuchungen¹⁾ den Schluss zog, dass „Keimplasma in feinsten und deshalb für uns nicht wahrnehmbarer Vertheilung“ schon vom Ei her gewissen somatischen Zellen beigegeben sei, um dann durch unzählige Zellfolgen hindurch bis in jene entlegensten Individuen des Stockes hingeführt zu werden, in welchen sich die Geschlechtsprodukte bilden, so beruht derselbe zunächst auf der Thatsache, dass Keimzellen nur an ganz bestimmten Punkten auftreten, den „Keimstätten“, und dass vorher weder Keimzellen selbst, noch auch diejenigen Zellen vorhanden sind, welche sich später in Keimzellen umwandeln, die Urkeimzellen. Auch die letzteren werden erst an der Keimstätte gebildet, und zwar gehen sie aus der Vermehrung somatischer Zellen des Ektoderms hervor. Die Keimstätte ist für jede Hydroidenart eine festbestimmte, aber für verschiedene Arten sehr oft eine verschiedene. Es lässt sich nun

¹⁾ Weismann, „Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydro-medusen“. Jena 1883.

zeigen, dass diese verschiedene Lage der Keimstätte verschiedenen phyletischen Stadien eines Verschiebungsprocesses entspricht, der dahin zielt, die Keimstätte von ihrem ursprünglichen Ort, dem Manubrium der Meduse, centripetalwärts zu verlegen — aus welchen Gründen, kann hier unbeachtet bleiben. Es zeigt sich nun, dass diese phyletischen Verlegungen der Keimstätte heute noch dadurch zu Stande kommen, dass die Urkeimzellen vom Ort ihrer Entstehung activ nach jenem Orte hinwandern, an welchem nun die Keimzellen sich differenzieren sollen, und dass heute noch in jeder Ontogenese diese Wanderungen immer wieder von Neuem stattfinden. Wozu wandern nun jene Urkeimzellen, wenn auch andre der bei Hydroiden so zahlreich vorhandenen jungen Zellen von „indifferentem“ Charakter im Stande wären, sich zu Keimzellen zu differenzieren? Auch bei ganz kleinen Verschiebungen der Keimstätte, wenn es sich nur darum handelt, dieselbe von der Aussenseite der Stützlamelle auf die Innenseite zu verlegen, geschieht dies stets durch active Wanderung der Urkeimzellen durch die Stützlamelle hindurch. Im Laufe der Phylogenese hat so die Keimstätte bedeutende Verschiebungen erlitten, aber niemals sprungsweise, sondern immer in kleinsten Etappen, und diese werden alle heute noch in jeder Ontogenese wiederholt durch die Wanderung der Urkeimzellen von der alten ursprünglichen Keimstätte nach der heutigen hin. Zu den zahlreichen genaueren Darlegungen dieser phyletischen Keimstätte-Verschiebungen und ontogenetischen Wanderungen der Urkeimzellen, welche ich in meinen Hydroidenwerk gegeben habe, hat Hartlaub¹⁾ neuerdings noch ein weiteres Beispiel hinzugefügt, das insofern von besonderem Interesse ist, als hier (bei *Obelia*) die Richtung der Verschiebung die umgekehrte ist, wie bei den von mir verfolgten Fällen, nicht centripetal, sondern centrifugal.

¹⁾ Dr. Clemens Hartlaub, „Ueber die Entstehung der Sexualzellen bei *Obelia*“. Freiburg. Inaugural-Dissert. u. in „Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41. 1884.

Was soll man nun aber anders daraus schliessen, wenn Verschiebungen der Keimstätte nur durch den oft sehr umständlichen Modus der Wanderung der Urkeimzellen erfolgen, als dass dies eben der einzig mögliche Weg zur Erreichung dieser Veränderung war, dass andere Zellen die Rolle der Urkeimzellen zu übernehmen nicht im Stande waren? Und wenn keine andern Zellen dazu im Stande waren, ihre Rolle zu übernehmen, worin kann die Ursache liegen, als darin, dass eine ganz bestimmte Qualität von Kernplasma dazu gehört, um Keimzellen zu bilden, mit andern Worten: Keimplasma? Ich sehe nicht ein, wie man der Annahme entgehen will, dass auch hier eine Continuität des Keimplasmas stattfindet, denn wollte man selbst die Umwandlung somatischen Idioplasmas zu Keimplasmas für möglich halten, so würde doch durch eine solche Annahme nicht erklärt, weshalb denn die Keimstätteverschiebungen hier in so kleinen Schritten und unter steter ängstlicher Wahrung des Zusammenhangs mit den Zellen der ursprünglichen Keimstätte erfolgen mussten. Dies erklärt sich nur durch die Annahme, dass andere als jene Zellfolgen, welche zur alten Keimstätte führen, der Umwandlung in Keimzellen überhaupt nicht fähig sind.

Nun hat mir freilich Strasburger den Einwurf gemacht, dass eine Versendung von Keimplasma auf bestimmten Wegen, d. h. durch bestimmte Folgen somatischer Zellen hindurch desshalb nicht möglich sei, weil das Idioplasma seinen Sitz im Kern und nicht in der Zelle habe und weil ein Kern sich durch die hier anzunehmende „indirekte“ Theilung immer nur in zwei völlig gleiche Hälften theilen könne. „Es wäre zwar denkbar — meint Strasburger — dass durch Kerntheilung bestimmte Molekülgruppen unverändert in der sich sonst verändernden Kernsubstanz erhalten und durch den ganzen Organismus gleichmässig vertheilt würden, nicht aber dass ihre Führung nur auf bestimmten Wegen erfolgen sollte.“

Dass ich diesen Einwurf nicht für berechtigt halten kann, geht aus dem hervor, was oben über die von Strasburger

angenommene Gleichheit der beiden durch indirekte Theilung entstehenden Tochterkerne gesagt wurde. Ich sehe keinen Grund, warum die beiden Hälften des Mutterkerns stets von gleicher Beschaffenheit sein müssten, wenn sie auch wohl immer von gleichem Volumen und gleicher Masse sein werden; ich wundere mich aber, dass Strasburger mir die Möglichkeit zugibt, dass das Keimplasma, welches dem Idioplasma der somatischen Zellen nach meiner Ansicht beigemischt ist, bei seinem Durchgang durch den Körper unverändert bleiben kann. Denn wenn Strasburger's Ansicht zutrifft, nach welcher die Veränderungen der Kernsubstanz während der Ontogenese durch den ernährenden Einfluss des Zellkörpers (Cytoplasmas) zu Stande kommt, dann müsste doch wohl jedesmal die gesamte Kernsubstanz einer Zelle verändert werden, und es könnte kein unveränderter Rest daneben bestehen bleiben. Nur wenn die Umwandlungen der Kernsubstanz, wie sie beim Aufbau des Körpers stattfinden müssen, aus rein inneren Ursachen erfolgen, d. h. aus der Constitution des Kernplasmas heraus, ist es denkbar, dass ein Theil eines bestimmten Kerns eine Veränderung eingeht, ein anderer aber unverändert bleibt. Dass dies aber wirklich geschehen kann und geschieht, das beweisen uns unter Anderem jene oben erwähnten Fälle ganz früher Abtrennung der Keimzellen von der sich entwickelnden Eizelle. Wenn im Dipteren-Ei die ersten beiden Kerne, welche sich vom Furchungskern des Eies durch Theilung lostrennen, die Geschlechtszellen bilden, so beweist dies, dass sie das Keimplasma des Furchungskerns unverändert übernehmen; die übrige Masse des Furchungskerns aber muss sich während oder vor der Abtrennung jener ersten Kerne in ihrem Wesen verändert haben, sonst müsste sie nachher noch einmal Polzellen bilden, während sie doch andere — nämlich die somatischen Zellen — aus sich hervorgehen lässt. Wenn auch die Zellkörper solcher frühesten Embryonalzellen häufig noch keine uns sichtbare Verschiedenheit aufweisen, so muss doch das Idioplasma ihrer Kerne ohne allen Zweifel verschieden sein, woher käme sonst ihre

verschiedne Weiterentwicklung? Ich halte es auch nicht nur für möglich, sondern sogar für wahrscheinlich, dass die Körper solcher früher Embryonalzellen nicht nur gleich scheinen, sondern dass sie es auch wirklich sind, denn wenn auch das Idioplasma des Kerns den Charakter des Zellkörpers bestimmt und wenn jede Differenzirung dieses letzteren von einer bestimmten Beschaffenheit des Kernplasmas abhängt, so ist damit doch keineswegs gesagt, dass nun auch umgekehrt jede Aenderung in der Beschaffenheit des Kernplasmas eine Aenderung des Zellkörpers mit sich bringen müsse. Ohne Wolken ist kein Regen möglich, aber nicht jede Wolke bringt Regen; ohne chemische Umsetzungen ist kein Wachsthum möglich, aber nicht jeder Grad und jede Art von chemischen Processen bringt Wachsthum. So wird auch nicht jede Art von Veränderung in der Molekularstructur des Kernplasmas einen umgestaltenden Einfluss auf das Zellplasma ausüben müssen, und es wird denkbar sein, dass eine lange Reihe von Kernplasma-Veränderungen sich nur in der Art und Energie seiner Theilungsfolgen äussert, während die Zellsubstanz noch ganz unberührt davon bleibt, soweit es ihre molekulare und chemische Beschaffenheit angeht. Damit stimmt auch der Augenschein, der zeigt, dass in der ersten Periode der Embryonalbildung der Thiere die Zellkörper keine oder nur sehr geringe sichtbare Verschiedenheiten zeigen, wenn es davon auch Ausnahmen besonders bei niederen Thieren gibt. Doch beruhen auch diese — z. B. die Verschiedenheiten im Aussehen der Ekto- und Entodermzellen bei Spongien und andern Coelenteraten vielleicht mehr auf einer verschiednen Beimengung ernährender Bestandtheile als auf einer starken Verschiedenheit des Zellplasmas selbst. Es leuchtet ja auch ein, dass es beim Aufbau des Embryos zunächst auf eine Vermehrung des Zellmaterials und später erst auf eine Differenzirung desselben in verschiedne Qualitäten nach dem Princip der Arbeitstheilung ankommt. Auch von dieser Seite her stimmen also die Thatsachen gegen Strasburger, wenn er die Ursache der Kernplasma-Veränderungen nicht in ihnen selbst, sondern im Zellkörper sucht.

Ich glaube somit gezeigt zu haben, dass sich theoretisch kaum etwas gegen die Beimengung unveränderten Keimplasmas zur Kernsubstanz der somatischen Zellen, oder gegen die Führung dieses Keimplasmas auf bestimmten Wegen einwenden lässt. Allerdings aber wäre es a priori auch sehr wohl denkbar, dass allen somatischen Kernen etwas unverändertes Keimplasma beigemischt wäre. Bei den Hydroiden wird zwar eine solche Annahme dadurch ausgeschlossen, dass eben nur ganz bestimmte Zellen und Zellenfolgen im Stande sind, sich zu Keimzellen zu entwickeln, allein es wäre ja ganz wohl denkbar, dass Organismen existirten, für die es von grossem Nutzen wäre, wenn jeder ihrer Theile unter Umständen wieder zum Ganzen auswachsen und Geschlechtszellen hervorbringen könnte, und in diesem Falle würde es vielleicht möglich gewesen sein, allen somatischen Kernen ein Minimum unveränderten Keimplasmas beizugeben. Aus diesem Grunde halte ich auch den andern Einwand, welchen Strasburger meiner Theorie macht, nicht für entscheidend, dass es nämlich Pflanzen gibt, die man durch Rhizomstücke, Wurzelstücke, ja selbst Blätter vermehren kann, und dass so gewonnene Pflanzen schliesslich blühen, fructificiren und wieder Ihresgleichen aus Samen erzeugen können. „Aus abgeschnittenen, auf feuchten Sand gelegten Begonienblättern ist es leicht, neue Pflanzen zu erziehen, und doch hätten keinesfalls in dem normalen Verlauf der Ontogenie die Moleküle des Keimplasmas das Blatt zu passiren gehabt, sie müssten daher im Blattgewebe fehlen. Da somit auch aus dem Blatte die Erziehung einer blühenden und fructificirenden Pflanze möglich ist, so beweist dies unwiderleglich, dass es besondere, Keimsubstanz führende Zellen in der Pflanze nicht gibt.“ Mir scheint diese Thatsache nur zu beweisen, dass bei der Begonie und ähnlichen Pflanzen den Zellen oder vielleicht auch nur gewissen Zellen der Blätter Keimplasma beigemenget ist, dass diese Pflanze der Vermehrung durch Blätter angepasst ist. Warum sind denn nicht alle Pflanzen in dieser Weise vermehrbar? Niemand hat noch einen Baum aus einem Linden- oder

Eichenblatt hervorwachsen sehen, oder eine blühende Pflanze aus einem Tulpen- oder Windenblatt. Man wird darauf nicht etwa antworten wollen, es handle sich in jenen letzterwähnten Fällen um stärker specialisirte Theile, die dadurch zur Produktion von Keimsubstanz unfähig geworden seien, denn die Zellen der Blätter dieser verschiedenen Pflanzen sind wohl schwerlich in verschiedenem Grade speciell histologisch differenzirt. Wenn also dennoch die einen eine blühende Pflanze reproduciren können, die andern nicht, so muss dies einen andern Grund haben, als den Grad ihrer histologischen Differenzirung, und ich sehe diesen Grund darin, dass einem Theil ihrer Kerne unverändertes Keimplasma in minimaler Menge beigemischt ist.

In Sachs vortrefflichen „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“ lese ich (p. 884), dass „bei den Laubmoosen fast jede beliebige Zelle der Wurzeln, Blätter, Sprossachsen, ja sogar der jungen, unreifen Sporenfrucht unter günstigen Umständen zu einer ganzen, selbstständigen Pflanze werden“ kann. Falls solche Pflanzen später auch Keimzellen hervorbringen, hätten wir also hier einen Fall, der die Annahme verlangen würde, dass allen oder nahezu allen Zellen einer Pflanze Keimplasma beigemengt sein müsste.

Noch viel weniger scheint mir die Theorie der Continuität des Keimplasmas durch den Generationswechsel widerlegt, oder auch nur in irgend einem Grad unwahrscheinlich gemacht zu werden. So gut das Keimplasma gewissen somatischen Zellen des aus dem Ei entstandenen Individuums beigegeben sein und auf bestimmten Bahnen weitergeschafft werden kann, so gut kann es auch in ein durch Knospung aus jenem hervorgewachsenes zweites, drittes — n^{tes} Individuum übergeleitet werden, und gerade die Thiergruppe der Hydroiden, auf die sich meine Vorstellung von der Continuität des Keimplasmas vor Allem stützt, pflanzt sich ja zum grossen Theil durch Generationswechsel fort.





II. DIE BEDEUTUNG DER „RICHTUNGS- KÖRPERCHEN“.

Seitdem wir aber wissen, dass das specifische Wesen einer Zelle in der Molekularstructur ihres Kernes beruht, bietet sich meiner Theorie noch eine weitere und, wie ich glaube, sehr starke Stütze in der solange räthselhaft gebliebenen Ausstossung der Richtungskörperchen.

Wenn nämlich die specifische Molekularstructur eines Zellkörpers von der Kernplasma-Beschaffenheit bestimmt und hervorgerufen wird, dann muss jede histologisch differenzirte Zellart auch ihr specifisches Kernplasma haben. Nun ist aber die Eizelle der meisten Thiere, solange sie noch wächst, durchaus keine indifferente Zelle von primitivster Beschaffenheit, sondern ihr Zellkörper hat grade während dieser Zeit des Wachstums ganz eigenthümliche, specifische Functionen zu erfüllen, ernährende Substanzen auszuscheiden von bestimmter chemischer Natur und physikalischer Beschaffenheit, und diese „Dotter-Substanzen“ in bestimmter Weise abzulagern und aufzuspeichern, damit sie bei der später erfolgenden Embryonalentwicklung dem Embryo zur Verfügung stehen. Sie hat auch meistens Eihäute, und oft solche von durchaus specifischer Structur zu liefern; sie ist also histologisch differenzirt. Die

wachsende Eizelle verhält sich also in dieser Beziehung wie irgend eine somatische Zelle, am ehesten wäre sie vergleichbar etwa einer Drüsenzelle, nur dass sie ihre Abscheidungen nicht alle ausserhalb der Zelle, sondern in dem Zellkörper selbst deponirt. Zu dieser specifischen Funktion bedarf sie eines specifischen Zellkörpers, und dieser wiederum ist bedingt durch einen specifischen Zellkern; es muss also die wachsende Eizelle ein Kernplasma von specialisirter Molekularstruktur besitzen, welches den erwähnten Drüsen-Funktionen der Zelle vorsteht. Wenn man das Kernplasma histologisch differenzirter Zellen als „histogenes Kernplasma“ bezeichnet, so muss die wachsende Eizelle histogenes Kernplasma enthalten, und zwar eine bestimmte specifische Modifikation desselben. Dieses Kernplasma kann unmöglich dasselbe sein, welches später die Embryonalentwicklung veranlasst, diese wird vielmehr nur durch ächtes Keimplasma angeregt werden können von jener unendlich complicirten Zusammensetzung, wie ich sie oben anschaulich zu machen suchte. Es müssen also im Keimbläschen der Eizelle zweierlei Kernplasma-Arten enthalten sein: Keimplasma und histogenes Plasma, und zwar eine bestimmte Art von histogenem Kernplasma, die man ovogenes nennen könnte¹⁾. Dieses ovogene Kernplasma muss im jungen Ei bedeutend überwiegen, da es — wie wir sehen — die wachsende Eizelle beherrscht; das Keimplasma dagegen muss zuerst nur in geringer Menge vorhanden sein, dann aber im Laufe des Wachstums der Zelle bedeutend an Masse zunehmen. Damit es aber zur Herrschaft komme über den Zellkörper, damit, mit andern Worten, die Embryonalentwicklung beginne, muss das an Masse immer noch überwiegende ovogene Kernplasma aus

¹⁾ Dies halte ich auch heute noch für richtig; ich würde heute sagen: die junge Eizelle wird von einer besondern Determinante beherrscht, die man als die ovogene bezeichnen kann. Vergleiche mein neues Werk: „Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung“, Jena 1892.

der Zelle entfernt werden. Diese Entfernung geschieht nun auf demselben Wege, auf welchem auch in der Ontogenese des Embryo differente Kernsubstanzen getrennt werden: durch Kern- und Zelltheilung; die Ausstossung der Richtungskörperchen ist nichts Anderes, als die Entfernung des ovogenen Kernplasmas aus der Eizelle¹⁾. Dass bis zuletzt die Masse des ovogenen Kernplasmas im Keimbläschen überwiegt, schliesse ich aus der Thatsache, dass zweimalige Theilung desselben und Ausstossung zweier Richtungskörperchen die Regel ist. Wenn damit zugleich auch ein geringer Theil des Zellkörpers dem Ei entzogen wird, so wird das wohl als ein unvermeidlicher Verlust des Eies zu betrachten sein, ohne den eben in den betreffenden Fällen die Entfernung des ovogenen Kernplasmas nicht erfolgen konnte.

Dies meine Theorie von der Bedeutung der Richtungskörperchen, der ich die früher von Andern aufgestellten Theorien nicht in extenso gegenüber stellen will, da sie ja bekannt sind und sich von ihr so wesentlich unterscheiden, dass dies nicht noch im Näheren aufgezeigt zu werden braucht. Dass etwas aus dem Ei entfernt wird, was für dessen Embryonalentwicklung hinderlich sein würde, wird wohl von Allen angenommen, aber worin dieses Hinderniss besteht, was beseitigt werden muss, darüber gehen die Vermuthungen auseinander²⁾; die Einen stellen sich das Keimbläschen zwitterig

¹⁾ Seit der Aufstellung des obigen Satzes haben viele darauf gerichtete Untersuchungen im Laufe der Jahre dazu geführt, ihn zu widerlegen. Es wird aber nicht uninteressant sein, den Gedankengängen zu folgen, welche endlich zur richtigen Auffassung geführt haben. Vergl. Aufsatz V, VI und XII.

²⁾ So suchte Bütschli schon 1877 die „hauptsächliche Bedeutung der Bildung der Richtungskörperchen in der Entfernung eines Theils des Eikerns, möge diese Entfernung sich nun in der Weise vollziehen, dass ein Theil des Kerns direkt entfernt wird, oder so, dass er unter der Form einer Zellknospung seinen Austritt aus der Eizelle findet“. Entwicklungsgeschichtliche Beiträge in Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 29, p. 237 Anm.

vor — Minot¹⁾, van Beneden, Balfour —, und lassen das männliche Element im Richtungskörperchen ausgeschieden werden, um so das Ei befruchtungsfähig zu machen, Andere sprechen von einer „Verjüngung“ des Kerns, noch Andere glauben, dass nur die Masse der Kernsubstanz reducirt werden müsse, damit sie der des oft sehr kleinen Spermakerns gleich und so das richtige Verhältniss zur Kerncopulation herbeigeführt werde.

Die erstere Ansicht scheint mir schon dadurch widerlegt, dass nachweislich von der Eizelle auch männliche Eigenschaften vererbt werden, von der Spermazelle auch weibliche, das Keimplasma des Eikerns ist also nicht weiblich, das des Spermakerns nicht männlich, sondern sie sind beide geschlechtlich indifferent. Die zweite Ansicht ist von Strasburger neuerdings dahin formulirt worden, dass die Menge des in dem Keimkern (Keimbläschen des Eies) enthaltenen „Idioplasmas auf die Hälfte reducirt werden“ müsse, damit dann durch die Copulation mit dem Spermakern wieder ein ganzer Kern zu Stande komme. Obgleich ich die zu Grunde liegende Idee, dass die Masse des Kerns für seine Wirkungen nicht minder wichtig, als seine Qualität ist, für vollkommen richtig halte, so muss ich doch bestreiten, dass es sich bei der Ausstossung der Richtungskörperchen um eine Massenverminderung handle. Die Masse des im Keimbläschen enthaltenen „Idioplasmas“ wird auch thatsächlich gar nicht auf die Hälfte, sondern auf ein Viertel reducirt, da ja zwei Theilungen hintereinander erfolgen. Durch die Copulation mit dem ebenso gross als der Eikern anzunehmenden Spermakern würde also nur die Hälfte der Masse des Keimbläschen-Idioplasmas wieder hergestellt, und da müsste man doch fragen: wozu die Verschwendung? wozu wurde sie vorher auf das Doppelte gebracht? Und wenn wirklich diese doppelt so grosse Masse des Keimbläschens aus Keimplasma bestünde,

¹⁾ C. S. Minot, „Account etc.“ — Proceedings Boston Soc. nat. hist., Vol. XIX, p. 165. 1877.

warum trat das Ei nicht schon vorher in Furchung ein? Wer freilich die Samenzelle als das belebende Element, als den zündenden Funken betrachtet, der erst die Embryonalentwicklung auslöst, der hat darauf eine Antwort bereit, nicht aber Strasburger, der mit mir einer später zu besprechenden, ganz andern Auffassung huldigt.

Sobald man dagegen annimmt, dass im Keimbläschen zwei verschiedene Arten von Kernplasma enthalten sind, so löst sich das Räthsel ganz einfach. Ich werde weiter unten bei Gelegenheit der Parthenogenese eine Thatsache anführen, die mir einen förmlichen Beweis dafür zu enthalten scheint. Nehmen wir sie einstweilen als richtig an, so ist klar, dass diese einfache Erklärung einer sonst recht unklaren Erscheinung eine bedeutende Stütze für die Theorie von der Continuität des Keimplasmas bilden würde. Sie würde vor Allem die Voraussetzung derselben, nämlich die Vereinigung von zwei Nucleoplasmen verschiedner Qualität in ein und demselben Kern gewissermaassen *ad oculus* demonstrieren. Die Theorie hängt gradezu an dieser Annahme, denn wenn die Letztere nicht richtig wäre, so könnte eine Continuität des Keimplasmas in keinem einzigen Fall angenommen werden, auch nicht in jenen einfachsten Fällen der Dipteren, bei welchen die erstgebildeten Zellen der Embryonalentwicklung die Keimzellen sind. Denn auch bei diesen Arten besitzt das Ei ein specifisch histologisches Gepräge, welches einen specifisch differenzirten Kern voraussetzt. Man müsste also dann annehmen, dass das unverändert vom Furchungskern übernommene Keimplasma der neugebildeten Keimzellen sich sofort *in toto* in ein ovogenes Kernplasma umwandle, um dann später, wenn das Ei fertig ist, wieder in Keimplasma zurückverwandelt zu werden. Es wäre dabei durchaus nicht abzusehen, warum zu dieser Rückverwandlung eine Ausstossung eines Theiles der Kernsubstanz nöthig ist.

Meine Annahme ist jedenfalls die einfachere, insofern ich nur eine einmalige Umwandlung eines Theiles des Keim-

plasmas zu ovogenem Kernplasma anzunehmen brauche, nicht aber die so unwahrscheinliche Rückverwandlung in Keimplasma. Das ovogene Kernplasma muss ganz andere Eigenschaften besitzen, als das Keimplasma, es neigt vor Allem nicht zur Theilung, und so werden wir die an und für sich recht auffallende Thatsache besser verstehen können, dass Eizellen sich nicht mehr durch Theilung vermehren, sobald sie einmal ihre specifische Structur angenommen haben, d. h. sobald sie vom ovogenen Kernplasma beherrscht werden. Die Neigung zur Kerntheilung und damit auch zur Zelltheilung tritt erst dann ein, wenn das gegenseitige Verhältniss der beiden Nucleoplasma-Arten des Keimbläschens sich bis zu einem bestimmten Grad verändert hat. Diese Veränderung fällt zusammen mit dem Erreichen der Maximalgrösse des Eizellkörpers. Strasburger, gestützt auf seine Beobachtungen an Spirogyra, lässt den Anstoss zur Zelltheilung freilich vom Zellkörper selbst ausgehen, allein die sogenannten Attractions-Centren an den Polen der Kernspindel entstehen doch augenscheinlich unter dem Einfluss des Kernes selbst, möchten sie auch wirklich ganz aus Zellplasma bestehen. Doch ist auch dieser Punkt noch nicht entschieden, und man darf wohl vermuthen, dass das sogenannte „Polkörperchen“ der Spindel (Fol) vom Kern her stammt, wenn es auch ausserhalb der Kernmembran auftritt. Hier ist noch Vieles zweifelhaft, und man muss mit weiter gehenden Schlüssen zurückhalten, bis es gelungen sein wird, das Dunkel zu erhellen, in welches die innern Vorgänge der indirekten Kerntheilung trotz der Bemühungen so vortrefflicher Beobachter zur Zeit noch gehüllt sind. Wissen wir doch noch nicht einmal sicher, ob die chromatische, oder die achromatische Substanz des Kernfadens das eigentliche Idioplasma ist. Soviel aber wird man auch jetzt schon, bevor noch diese Verhältnisse ganz aufgeklärt sind, sagen dürfen, dass die Zelle unter dem Einfluss gewisser Kernzustände in Theilung tritt, mögen auch diese Zustände erst manifest werden, nachdem die Theilung der Zelle bereits begonnen hat.

Ich schreite nun dazu, meine Hypothese von der Bedeutung der Richtungskörper-Bildung an den bis jetzt bekannten Thatsachen zu prüfen.

Wenn die Ausstossung der Richtungskörper die Entfernung des ovogenen Kernplasmas der specifischen histologisch differenzirten Eizelle bedeutet, so muss man erwarten, bei allen Arten Richtungskörper auftreten zu sehen, es sei denn, die Eizelle habe irgendwo einen ganz primitiven histologisch undifferenzirten Charakter beibehalten. Ueberall also, wo sie durch besondere Grösse, Beschaffenheit ihres Zellkörpers, Beimengung von Deutoplasma-Theilen, Schalenbildung den Charakter einer specialisirten Gewebezelle annimmt, muss sie auch ovogenes Kernplasma enthalten und muss dieses entfernt werden, wenn das Keimplasma die Herrschaft über die Eizelle gewinnen soll. Es muss dabei gleichgültig sein, ob die Eizelle befruchtet wird oder nicht.

Gehen wir die Metazoen auf diese Punkte hin durch, so sind die Richtungskörper bei den Spongien noch nicht gefunden, was indessen kein Beweis ihres wirklichen Fehlens sein möchte.¹⁾ Einmal ist wohl noch nie ernstlich nach ihnen gesucht worden, und dann werden sie vielleicht auch schwer nachzuweisen sein, da die Eizellen hier lange Zeit frei im Mesodermgewebe liegen und sogar umherkriechen. Man sollte allerdings vermuthen, dass die Bildung der Richtungskörper hier, wie sonst überall erst mit der völligen Reife des Eies eintrete, also zu einer Zeit, in welcher die Eier bereits vom Schwammgewebe dichter eingehüllt sind. Jedenfalls besitzen die Eier der Spongien, soweit sie bekannt sind, ein so specifisches Gepräge, einen so charakteristischen Zellkörper, oft mit Deutoplasma-Elementen und dem charakteristischen Kern aller thierischen noch wachsenden Eier, dem Keimbläschen, dass man an der Anwesenheit eines specifischen ovogenen Kernplasmas nicht zweifeln, und also auch

¹⁾ Dieselben sind inzwischen nachgewiesen worden; siehe: Fiedler, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 47.

die Entfernung desselben durch Bildung von Polkörpern erwarten muss.

Bei den übrigen Cölenteraten, bei Würmern und Echinodermen, sowie bei Mollusken sind die Richtungskörperchen nachgewiesen, auch bei einzelnen Crustaceen, nämlich bei *Balanus* von Hoek und bei *Cetochilus septentrionalis* von Grobben. Der letztere Fall scheint ganz sicher, der erstere ist angezweifelt worden und ebenso auch der Fall von *Moina*, bei welcher Daphnide Grobben einen Körper dem in Furchung eintretenden Ei aufgelagert fand, den er als Richtungskörper deutete. Bei Insecten sind bis jetzt Richtungskörper noch nicht nachgewiesen worden und bei Wirbelthieren nur in einzelnen Fällen, so durch Kupffer und Benecke bei *Petromyzon*.

Es muss der Zukunft überlassen bleiben zu entscheiden, ob nicht in den allerdings grossen Thiergruppen, bei welchen die Ausstossung von Richtungskörperchen noch nicht nachgewiesen ist, diese doch auch vorkommt. Ein Einwurf gegen meine Theorie kann daraus um so weniger abgeleitet werden, als sich im Voraus gar nicht sagen lässt, ob nicht die Entfernung des ovogenen Kernplasma aus dem Ei im Laufe der Phylogenese auch noch auf eine andere, minder auffallende Weise erreichbar wurde. Der Zellkörper der Richtungskörperchen ist bei vielen Eiern so klein, dass es lange gedauert hat, ehe man sich von der Zellnatur dieser Gebilde überzeugen konnte,¹⁾ und dies möchte wohl darauf hindeuten, dass hier ein phyletischer Reductionsprozess stattgefunden hat, dahin zielend, dem Ei möglichst wenig von seiner Substanz zu rauben. Jedenfalls steht es fest, dass in allen Gruppen der Metazoen das Keimbläschen bei der Reife des Eies Umwandlungen eingeht, die denen, welche bei den Eiern mit Richtungskörperchen zur Bildung dieser Körper führen, durchaus ähnlich sind. Möglich, dass die Natur hier ein ab-

¹⁾ Van Beneden gesteht ihnen sogar noch in seinem letzten Werke nur den Werth von Kernen zu; a. a. O. p. 394.

gekürztes Verfahren eingeschlagen hat, um zu demselben Ziele zu gelangen.

Ein gewichtiger Einwand dagegen wäre es, wenn bei den männlichen Keimzellen kein der Ausstossung der Polkörper entsprechender Vorgang aufzufinden wäre, denn es leuchtet ein, dass man einen solchen von meinem Standpunkt aus erwarten muss. Die meisten Samenzellen weichen ja so sehr von der gewöhnlichen Gestalt einer „indifferenten“, d. h. noch nicht differenzierten Zelle ab, sie sind in hohem Grade histologisch differenziert und weisen somit ebenso gut auf eine spezifische Kernsubstanz hin, als die Dotter abscheidenden Eizellen; auch die meisten Samenzellen sind in diesem Sinne somatische Zellen, d. h. Zellen einer spezifischen Gewebsform, und diese ihre charakteristische Form hat Nichts zu thun mit ihrer befruchtenden Eigenschaft, mit ihrer Eigenschaft, Träger von Keimplasma zu sein. So wichtig sie ist, um das Zusammen treffen mit der Eizelle und das Eindringen in dieselbe zu ermöglichen, so wenig hat sie irgend etwas zu schaffen mit der Fähigkeit der Samenzelle, die Eigenschaften der Species und des Individuums auf die folgende Generation zu übertragen. Diejenige Kernsubstanz, deren Molekularstruktur die Zelle bestimmt, die Gestalt des Samenfadens, der Strahlencelle (Crustaceen), des Bomerang (gewisse Daphniden), oder der Spitzkugel (Nematoden) anzunehmen, kann unmöglich dieselbe sein, welche, copuliert mit dem Eikern, in ihrer Molekularstruktur die Tendenz enthält, ein neues Metazoon aufzubauen nach Art desjenigen, welches die betreffende Samenzelle hervorgebracht hat. Es müssen also auch in der Samenzelle zweierlei Kernplasmen enthalten sein, Keimplasma und spermogenes Kernplasma.

Wir können nun allerdings im Voraus nicht sagen, ob es nicht möglich wäre, dass der Einfluss, den das spermogene Kernplasma auf die Spermazelle ausübt, nicht auch noch auf eine andere Weise eliminiert werden könnte, als durch Entfernung desselben aus der Zelle. Es wäre z. B. denkbar, dass sie aus dem Kern ausgestossen und innerhalb des Zell-

körpers in irgend einer Weise unschädlich gemacht werden könnte. Wir wissen ja über die innern Vorbedingungen der Kerntheilung noch Nichts, und es war eine blosse, vorläufig noch nicht auf Thatsachen zu stützende Vermuthung, wenn ich oben das Keimplasma in der wachsenden Eizelle in geringerer Menge dem Kern beigemischt sein liess, als das ovogene Plasma; wenn ich annahm, das Keimplasma vermehre sich dann allmählig stärker, und es steigere sich mit der erreichten Maximalgrösse des Eies eben durch die Verschiebung ihres Massen-Verhältnisses der Gegensatz zwischen den beiden differenten Kernplasma-Arten derart, dass die Trennung derselben, d. h. die Kerntheilung, eintrete. Allein wenn wir auch nicht im Stande sind, die verschiedenen Arten von Nucleoplasma optisch zu unterscheiden, welche in einem Kernfaden vereinigt sein können, so ist doch jedenfalls diese Annahme, dass die Wirkung jeder Plasma-Art in direktem Verhältniss zu ihrer Masse stehe, die nächstliegende und natürlichste. Die Tendenz des Keimplasmas, welches im Keimbläschen enthalten ist, kann sich nicht geltend machen, solange neben ihr ein Uebergewicht ovogenen Plasmas vorhanden ist. Man wird sich vorstellen müssen, dass die Wirkungen der beiden verschiedenen Plasma-Arten sich zu einer Resultante vereinigen; sobald indessen ihr Einfluss auf die Zelle ein nahezu entgegengesetzter ist, wird nur die stärkere Plasma-Art zur Geltung kommen, die aber dann an Masse um so mehr der andern überlegen sein muss, als ein Theil davon durch die entgegengesetzt wirkende Plasma-Art gewissermaassen neutralisirt ist. Daraus liesse sich etwa ableiten, weshalb das ovogene Plasma des Keimbläschens so bedeutend dem Keimplasma an Masse überlegen ist. Denn offenbar haben diese beiden Nucleoplasma-Arten wenigstens in Bezug auf einen Punkt ihrer Wirkungen entgegengesetzte Tendenzen. Das Keimplasma strebt der Theilung der Zelle in die beiden ersten Furchungskugeln zu, das ovogene Plasma aber enthält die Tendenz zum Wachsthum des Zellkörpers ohne Theilung. So wird das Keimplasma erst dann zur Geltung

kommen und sich des ovogenen Plasmas entledigen können, wenn es bis zu einer gewissen Masse herangewachsen ist und nun in einem bestimmten Massenverhältniss jenem gegenüber-treten kann.

Ueberträgt man nun diese Vorstellungen auf die Samenzellen, so wird man versuchen müssen, auch hier die Ausstossung eines Theils der Kernsubstanz, des dem ovogenen Plasma entsprechenden spermogenen nachzuweisen.

Soweit wir nach den bis heute klar erkannten Verhältnissen schliessen können, liegen solche Vorgänge auch in der That vielfach vor, wenn sie sich auch ganz anders ausnehmen, als bei der Eizelle, und einer gleich sicheren Deutung noch nicht fähig sind.

Es ist bereits von jenen Forschern, welche in der Ausstossung der Richtungskörperchen des Eies die Entfernung des männlichen Elementes und die Herstellung einer sexuellen Differenzirung erblicken, der Versuch gemacht worden, den verlangten Nachweis zu führen, denn auch ihre Theorie erheischt die Entfernung eines Theils der Kernsubstanz bei der reifenden männlichen Keimzelle. So sollen nach E. d. v. Beneden und Ch. Julin die Zellen, welche die Spermatogonien (Mutterzellen der Samenzellen) bei *Ascaris* erzeugen, Elemente ihrer Kernplatte austossen, ein Vorgang, der freilich bis jetzt noch an keinem andern Thier gesehen und auch hier natürlich nur erschlossen, nicht beobachtet wurde. Ueberdies besitzen die Samenbildner zur Zeit dieser Ausstossung noch nicht die specifische Form der spitzkugelförmigen Samenzellen, und man müsste doch erwarten, dass das somatische Kernplasma erst dann entfernt würde, wenn seine Rolle beendet, d. h. wenn die specifische Gestalt der Samenzelle erreicht wäre. Eher würde man jene Kerne der Spermatoblasten (Mutterzellen der Samenzellen) in diesem Sinn in Anspruch nehmen können, von denen schon lange bekannt ist, dass sie nicht in die Bildung der Samenzellkerne aufgehen, sondern zum grössten Theil an der Basis der Samenbildnerin liegen bleiben und nach Reifung und Austritt der Samenzellen zu

Grunde gehen. Hier würde auch der Einfluss dieser Kerne auf die Ausbildung der specifischen Samenzellenform nicht gradezu unmöglich erscheinen, da diese in Gestalt bündelweise zusammenliegender Samenfäden im Innern der Mutterzelle entstehen und sich ausbilden.

Zu Grunde gehende Theile der Samen-Mutterzellen sind schon bei vielen Thiergruppen nachgewiesen, bei Selachiern, beim Frosch, bei manchen Würmern und Schnecken, und auch bei Säugethieren (Blomfield), man hat nur bisher die Aufmerksamkeit mehr auf den in die Samenzellbildung nicht übergehenden Theil des Zellkörpers, als auf den Kern gerichtet, und der Nachweis, dass überall auch ein Kerntheil dabei übrig bleibt, fehlt noch für manche dieser Fälle. Erneute Untersuchungen müssen darüber Aufschluss geben, ob das Zugrundegehen des Kerns der Samen-Mutterzelle eine allgemeine Erscheinung ist, und ob dort, wo solche Mutterzellen nicht vorkommen, in andrer Form ein Theil des Kerns ungeschädlich gemacht wird. Vielleicht dürfte man übrigens eher noch daran denken, dass der zuerst von Lavalette St. George beschriebene und bei vielen Thieren verschiedenster Klassen gesehene Nebenkern der Samenzellen das Analogon eines Richtungskörperchens sei. Allerdings hält man jetzt diesen sogenannten „Nebenkern“ für eine Verdichtung des Zellkörpers. Wenn man aber erwägt, dass der Streit sich bisher darum drehte, ob der Kern der Zelle zum Kopf des Spermatozoons werde, oder aber jener Nebenkern, so hatten die Beobachter, welche Ersteres für richtig hielten, kaum eine andre Wahl, als den Nebenkern für ein Produkt des Zellkörpers zu erklären. Nun ist es aber nach den neuesten Erfahrungen von Fol¹⁾, Roule²⁾, Balbiani³⁾ und

¹⁾ Fol, „Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidies“. *Compt. rend.* 28 mai 1883.

²⁾ Roule, „La structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les Phallusiadées“. *Compt. rend.* 9 avril 1883.

³⁾ Balbiani, „Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles“. *Zool. Anz.* 1883, Nr. 155 u. 156.

Will¹⁾ über die Bildung des Eifollikepithels bei verschiedenen Gruppen nicht unwahrscheinlich, dass Kerntheile sich vom Hauptkern loslösen können, ohne den umständlichen Process der Karyokinese durchzumachen. Es könnte also sehr wohl sein, dass der Nebenkern eine abgeschnürte Parthie des Hauptkerns wäre und keine „verdichtete“ Zellsubstanz. Sein Verhalten gegen Farbstoffe spricht dafür, und die Meinung, dass er aus Zellsubstanz entstehe, beruht nicht etwa auf direkter Beobachtung. So werden auch hier nur neue Untersuchungen darüber entscheiden können, ob in diesem Nebenkern etwa das vom Kern ausgestossene spermogene Nucleoplasma gesehen werden darf. Freilich bliebe auch dann immer noch zu erklären, warum die doch immer noch im Zellkörper befindliche Kernsubstanz keine bestimmende Wirkung mehr auf denselben ausübt.

Für die Pflanzen hat Strasburger kürzlich eine grosse Zahl von Fällen aus verschiedenen Gruppen aufgeführt, bei welchen ähnliche Vorgänge wie die Ausstossung der Richtungskörper die Reifung der Keimzelle begleiten, und zwar sowohl bei männlichen, als bei weiblichen Keimzellen. Eine überraschende Aehnlichkeit damit haben die Vorgänge im Pollenkorn der Phanerogamen. Hier — z. B. bei der Lärche — theilt sich die Mutterzelle der eigentlichen Spermazelle drei Mal nacheinander und zwar in sehr ungleiche Hälften, und die drei kleinen und bald vollständig schrumpfenden, sogen. „vegetativen“ Zellen spielen, nachdem sie losgetrennt sind, keinerlei physiologische Rolle mehr, ganz wie die Richtungskörper. Auch die sogenannte „Bauchkanalzelle“, welche sich von der weiblichen Keimzelle der Archegoniaten und Coniferen abspaltet, „erinnert“ nach Strasburger durchaus an die Richtungskörper der thierischen Eier. Ferner werfen die Spermatozoiden der Archegoniaten bei ihrem Ausschwärmen ein Bläschen ab, bevor sie zur Ausübung ihrer Funktion ge-

¹⁾ Will, „Ueber die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insekten“. Zool. Anz. 1884, Nr. 167, 168.

langen u. s. f. Dagegen sollen „Richtungskörperchen“ bei den Coniferen nahe stehenden Cycadeen fehlen, und auch bei den Eiern der „Angiospermen“ ist bis jetzt kein Vorgang bekannt, der sich mit der Bildung von Richtungskörpern vergleichen liesse. Strasburger schliesst daraus, dass die Abtrennung gewisser Theile von den Keimzellen nicht überall zu ihrer Reifung nothwendig sei, dass wir somit in den betreffenden Erscheinungen keine fundamentalen Vorgänge, wie etwa die Befruchtung selbst, zu sehen haben, die überall auf derselben „morphologischen Grundlage“ abläuft, sondern Vorgänge, die nur für die Keimzellen bestimmter Organismen erforderlich sind, „um die für den Geschlechtsakt bestimmten Zellkerne in den hierzu nothwendigen physiologischen Zustand“ zu versetzen.

Ich möchte aber die Vermuthung, dass die Ausstossung des histogenen Theils der Kernsubstanz bei Reifung der Keimzellen ein auch bei Pflanzen allgemeiner, weil fundamentaler Vorgang ist, nicht deshalb aufgeben, weil derselbe noch nicht überall klar vorliegt. Der „Embryosack“ der Angiospermen ist ein so zusammengesetztes Gebilde, dass es mir mit Strasburger „wohl denkbar“ erscheint, „dass Vorgänge, welche der Anlage des Eies vorausgehen, schon in Beziehung zu der geschlechtlichen Ausbildung des Eikerns stehen“. Uebrigens würde es auch denkbar sein, dass eine pflanzliche Eizelle so einfach und so wenig histologisch specialisirt wäre, dass sie gar kein specifisches, histogenes Kernplasma zu enthalten brauchte, dass sie vielmehr von ihrem Ursprung an nur Keimplasma enthielte. Dann könnte natürlich auch ihre Reifung nicht mit einer Aussonderung somatischen Kernplasmas verbunden sein.

Ich habe bisher ganz von der Möglichkeit abgesehen, dass der Vorgang der Richtungskörperchen-Bildung vielleicht eine ganz andere, nämlich eine rein morphologische Deutung verlangt. In früherer Zeit konnte man wohl in ihm hauptsächlich nur eine phyletische Reminiscenz sehen, den letzten und physiologisch bedeutungslosen Rest eines

ehemals bedeutungsvollen Vorgangs. Man wird auch heute noch zugeben müssen, dass besonders bei den ächten Richtungskörperchen der thierischen Eier ein Akt vorkommt, der seine Erklärung in der physiologischen Bedeutung des Vorgangs nicht wohl haben kann; ich meine die abermalige Theilung der bereits vom Ei abgetrennten Richtungskörper. Bei vielen Arten entstehen aus den beiden vom Ei ausgestossenen Richtungskörpern durch Theilung eines jeden derselben vier, und diese besitzen häufig — so z. B. bei den von Trinchese beobachteten Nacktschnecken — vollkommen deutlich den Bau einer Zelle. Allein einmal ist diese abermalige Theilung nicht überall die Regel, und dann ist es doch überaus unwahrscheinlich, dass ein Vorgang, der im ersten Stadium der Ontogenese oder eigentlich noch vor diesem, sich abspielt, der also auf ungemein alte phyletische Stadien zurückweisen müsste, sich bis heute erhalten haben sollte, falls er nicht eine ganz hervorragende physiologische Bedeutung hätte. Als physiologisch bedeutungsloser Vorgang würde er längst verschwunden sein, das dürfen wir mit aller Bestimmtheit sagen, gestützt auf unsre Erfahrungen über das allmälige, allerdings sehr langsame, aber doch auch ganz sichere Verschwinden bedeutungslos gewordener Theile und Vorgänge im Laufe der Phylogenese. Wir müssen desshalb ohne allen Zweifel den Vorgang der Richtungskörperchen-Bildung für einen physiologisch höchst bedeutungsvollen halten. Das schliesst aber nicht aus, dass er nicht auch eine morphologische Wurzel haben könne, und ich bin weit entfernt, Versuche, eine solche nachzuweisen, wie sie z. B. kürzlich von Bütschli¹⁾ angestellt wurden, für unberechtigt zu halten.

Sollte es sich bestätigen, dass wir in der Ausstossung der Richtungskörper die Entfernung des histogenen Nucleoplasmas der Keimzelle zu sehen haben, so würde darin zu-

¹⁾ Bütschli, „Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogen. Richtungskörperchen“. Biolog. Centralblatt, Bd. VI, p. 5. 1884.

gleich eine weitere Bestätigung der mit der Theorie von der Continuität des Keimplasmas eng zusammenhängenden Ansicht liegen, dass eine Rückbildung specialisirten Idioplasmas zu Keimplasma nicht vorkommt. Denn die Natur gibt keinen organisirten Stoff verloren, wenn er noch verwerthbar wäre; er wird preisgegeben, weil er nur höchstens noch als Nahrung (durch Resorption), nicht aber als lebendige Substanz verwerthbar ist.





III.

ÜBER DAS WESEN DER PARTHENOGENESE.

Wie bekannt, ist die Bildung der Richtungskörper von verschiedner Seite mit der Sexualität der Keimzellen in Verbindung gebracht und zu einer Erklärung der Parthenogenese benutzt worden. Es sei mir gestattet, hier darzulegen, welche Ansicht über das Wesen der Parthenogenese sich mir unter dem Einfluss der vorausgeschickten Anschauungen entwickelt hat.

Von den verschiednen Deutungen der Parthenogenese, welche bisher aufgetaucht sind, leuchtet vor allen die von Minot und Balfour aufgestellte Hypothese durch ihre Einfachheit und Klarheit hervor. Sie ergibt sich in der That in ungezwungener Weise und beinahe von selbst, sobald die Annahme dieser Forscher richtig ist, dass das Richtungskörperchen der männliche Theil der vorher zwittrigen Eizelle sei. Ein Ei, welches seine männliche Hälfte verloren hat, kann sich nicht zum Embryo entwickeln, es sei denn, es erhalte durch Befruchtung eine neue männliche Hälfte wieder. Umgekehrt wird ein Ei, welches seine männliche Hälfte nicht ausstösst, sich ohne Befruchtung entwickeln können, und so wird man auf diesem Wege ganz einfach zu dem Schluss geführt, dass die Parthenogenese auf der Nichtausstossung

von Richtungskörpern beruhe. Balfour sprach es gradezu aus, dass „die Funktion des Eies, Richtungskörper zu bilden, ausdrücklich von ihm angenommen worden sei, um Parthenogenese zu verhüten“ (a. a. O. p. 74).

Ich kann natürlich diese Ansicht nicht theilen, da ich in der Ausstossung der Richtungskörper nur die Entfernung des ovogenen Kernplasmas sehe, welches die histologische Ausbildung der specifischen Eizellen-Structur bedingte. Ich muss annehmen, dass die Reifungsvorgänge beim parthenogenetischen Ei genau dieselben sind, wie beim befruchtungsbedürftigen, dass bei beiden das ovogene Kernplasma in irgend einer Weise beseitigt werden muss, ehe die Embryonal-Entwicklung beginnen kann.

Leider liegt die thatsächliche Basis für diese Annahme noch nicht so vollständig vor, als es zu wünschen wäre, vor Allem sind wir immer noch im Unklaren, ob bei parthenogenetischen Eiern Richtungskörper ausgestossen werden, oder nicht, denn es liegt noch kein Fall vor, in dem dies mit voller Sicherheit constatirt wäre. Freilich liefert dieser Mangel auch der gegnerischen Seite keine Stütze, denn die Arten, deren parthenogenetische Eier keine Richtungskörper bislang erkennen liessen, sind [alle solche, bei deren befruchtungsbedürftigen Eiern ebenfalls noch keine Richtungskörper gesehen wurden. Trotzdem nun aber dieser Punkt der Ausstossung von Richtungskörperchen bei Parthenogenese noch dunkel ist, so muss doch soviel als nahezu sicher gelten, dass die Reifungserscheinungen thierischer Eier — mögen sie nun mit Ausstossung von Richtungskörperchen verbunden sein, oder nicht — gleich sind bei den parthenogenetischen und den befruchtungsfähigen Eiern ein und derselben Art. Das geht, wie mir scheint, vor Allem aus den später noch genauer zu besprechenden Fortpflanzungserscheinungen der Bienen hervor, bei welchen nachweislich dasselbe Ei entweder befruchtet werden, oder sich parthenogenetisch entwickeln kann.

Wenn wir also sehen, dass die Eier mancher Arten die

Fähigkeit besitzen, sich auch ohne Befruchtung zu entwickeln, die anderer Arten aber nicht, so muss der Unterschied zwischen beiderlei Eiern in etwas Anderm liegen, als in der Art der Umwandlung des Keimbläschens zum Eikern. Es gibt aber auch Thatsachen, die bestimmt darauf hinweisen, dass er in Verhältnissen liegen muss, die Schwankungen unterworfen sind, bei denen ein Mehr oder Weniger vorkommt, kurz, dass er in quantitativen, nicht in qualitativen Verhältnissen seinen Grund hat. Eine ganze Reihe von Insecten pflanzen sich ausnahmsweise auch parthenogenetisch fort, so manche Schmetterlinge, und zwar niemals in der Weise, dass alle Eier, welche ein unbegattetes Weibchen legt, sich entwickeln würden, sondern so, dass ein Theil, und zwar meist ein sehr kleiner Theil sich entwickelt, die andern aber absterben. Unter letzteren finden sich dann auch solche, welche zwar die Embryonal-Entwicklung beginnen, ohne sie aber durchführen zu können, und zwar ist die Stufe, auf welcher die Entwicklung stehen bleibt, eine verschiedene. Auch von den Eiern höherer Thiere ist es bekannt, dass sie, obgleich nicht befruchtet, dennoch die ersten Furchungsphasen durchlaufen können. Dies zeigte Leuckart¹⁾ am Froschei, Oellacher²⁾ am Hühnerei und Hensen³⁾ sogar am Säugethierei.

Es mangelt also in solchen Fällen nicht am Impuls, am Anstoss zur Entwicklung, wohl aber an der Kraft zu ihrer Durchführung. Da nun alle Kraft an Materie gebunden ist, so schliesse ich, dass hier zu wenig von jener Materie vorhanden ist, deren beherrschende Organisation den Aufbau des Embryos durch Umwandlung blossen Nährplasmas zu Stande bringt. Diese Substanz ist aber das Keimplasma des Furchungskerns. Ich nahm oben an, dass sich dieses

¹⁾ R. Leuckart in Artikel „Zeugung“ in R. Wagner's Handwb. der Physiol. 1853, Bd. 4, p. 958.

²⁾ Oellacher, „Die Veränderungen des unbefruchteten Keims des Hühncheneies“. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 22, p. 181. 1872.

³⁾ Hensen, Centralblatt 1869, Nr. 26.

Keimplasma im Laufe der Ontogenese aus sich selbst heraus verändere, indem bei ausreichender Ernährung durch das Zellplasma aus jedem vorhergehenden Zustand der nachfolgende mit Nothwendigkeit hervorgehe. Ich denke mir die Sache so, dass bei jeder Zelltheilung während des Aufbaues des Embryos Veränderungen in der Beschaffenheit des Kernplasmas eintreten und zwar entweder in beiden Kernhälften die gleichen, oder auch verschiedenartige. Es bilden sich dann also — wenn wir jetzt von der geringen Menge unveränderten Keimplasmas absehen, welches für die Bildung der Keimzellen reservirt wird — eine grosse Menge verschiedner Entwicklungsstufen des somatischen Kernplasmas, welche man mit 1, 2, 3, 4 bis n bezeichnen könnte, von denen jede um so verschiedenartigere Zellen enthält, je weiter die Entwicklung voranschreitet, je höher die erreichte Stufe ist. So würden also z. B. die beiden ersten Furchungskugeln die erste Stufe des somatischen Kernplasmas darstellen, eine Stufe, die sich ihrer Molekularstructur nach noch nicht bedeutend vom Kernplasma des Furchungskerns unterscheiden wird; die vier ersten Furchungskugeln würden die zweite Stufe darstellen, die acht ersten die dritte u. s. w. Es ist klar, dass die Molekularstructur des Kernplasmas mit jeder neuen Stufe sich weiter von derjenigen des Keimplasmas entfernen muss, und dass gleichzeitig die Zellen jeder Stufe unter sich in der Molekularstructur ihres Kernplasmas weiter auseinanderweichen müssen. Im Anfang der Entwicklung wird jede Zelle ihr eigenartiges Kernplasma besitzen müssen, da ihre weiteren Entwicklungswege eigenartige sind, erst in späteren Stadien kommt es dann auch zur massenhaften Bildung ganz oder doch nahezu gleichartiger Zellen, bei denen auch das gleiche Kernplasma vorausgesetzt werden muss.

Wenn wir nun die Annahme machen dürften, dass zur Durchführung dieses ganzen Processes der ontogenetischen Differenzirung des Keimplasmas eine bestimmte Menge desselben im Furchungskern enthalten sein müsse, und ferner, dass die Menge des im Furchungskern enthaltenen

Keimplasmas Schwankungen unterliege, so würden wir verstehen, warum das eine Ei gar nicht anders als nach Befruchtung in Entwicklung tritt, ein anderes zwar die Entwicklung beginnt, aber nicht vollenden kann, während ein drittes sie vollständig durchführt. Wir würden auch verstehen, warum das eine Ei nur die ersten Phasen der Furchung durchläuft und dann stehen bleibt, das andere noch einige Schritte weiter vorwärts macht, das dritte fast bis zur Vollendung des Embryos sich entwickelt. Es würde dies eben davon abhängen, wie weit das Ei mit dem Keimplasma reicht, welches ihm bei Beginn der Entwicklung zur Verfügung stand; die Entwicklung müsste still stehen, sobald das Nucleoplasma nicht mehr im Stande wäre, die folgende Stufe aus sich hervorgehen zu lassen, in die folgende Kerntheilung einzutreten.

Von allgemeinen Gesichtspunkten aus würde diese Theorie viel leisten können, weil es durch sie möglich würde, die phyletische Entstehung der Parthenogenese zu erklären und sich eine Vorstellung davon zu machen, wie das sonderbare, oft scheinbar abrupte und willkürliche Vorkommen derselben etwa zu verstehen ist. Ich habe schon in meinen Daphniden-Arbeiten betont, dass die Parthenogenese der Insecten und Crustaceen jedenfalls nichts Ursprüngliches, von jeher durch Vererbung Ueberliefertes ist, sondern eine erworbene Einrichtung. Wie könnten wir auch sonst sie bei naheverwandten Arten oder Gattungen vorfinden oder vermissen, und sie bei Weibchen beobachten, die den gesammten Begattungsapparat besitzen und bei denen doch die Männchen vollkommen fehlen. Ich will nicht alle die Gründe wiederholen, mit denen ich damals schon diesen Satz zu beweisen suchte¹⁾; grade bei Daphniden lässt es sich mit grosser Sicherheit schon desshalb erschliessen, weil die Vorfahrengruppe derselben, die Phyllopoden und speciell die Esteriden noch heute leben, und weil diese keine Parthenogenese besitzen, wie denn überhaupt bei

¹⁾ Weismann, „Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden“. Leipzig 1876—79, Abhandlung VII u. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIII.

den Daphniden die ganze phyletische Entstehung der Parthenogenese in ihrem Verlauf und ihren Motiven klarer vorliegt, als irgendwo anders. Man gewinnt dabei noch entschiedener als bei andern Gruppen — die Blattläuse etwa ausgenommen — die Ueberzeugung, dass die Parthenogenese eine Einrichtung ist, die für gewisse Lebensbedingungen einer Art äusserst vortheilhaft, nur dann und nur insoweit angenommen wird, als sie nützlich ist; und weiter, dass mindestens in dieser Ordnung die Einrichtung der Parthenogenese bei jeder Art möglich war und angenommen werden konnte, sobald sie nützlich wurde. Dies würde sich leicht verstehen lassen, wenn nur ein Plus von Keimplasma dazu gehörte, um ein Ei ohne Befruchtung zur Entwicklung fähig zu machen.

Untersuchen wir nun die Grundlagen dieser Hypothese, so wird der eine Theil der Voraussetzungen, dass nämlich Schwankungen in der Menge des Keimplasmas des Furchungskerns vorkommen, ohne Weiteres als richtig angenommen werden dürfen, da es überhaupt keine absolute Gleichheit bei irgend einem Theil verschiedner Individuen gibt; sobald also diese Schwankungen so gross vorkommen, dass Parthenogenese eintritt, so wird durch Selection dieselbe zur herrschenden Fortpflanzungsform der Art, oder gewisser Generationen der Art erhoben werden können. Es fragt sich nur, ob die Vorstellung, dass die Masse des im Furchungskern enthaltenen Keimplasmas den Ausschlag gibt, richtig ist, oder für jetzt, ob sie sich bis zu gewissem Grad wahrscheinlich machen lässt und nicht im Widerstreit steht mit Thatsachen.

Auf den ersten Blick scheint diese Annahme auf Schwierigkeiten zu stossen; man wird einwerfen, dass der Eintritt und die Durchführung der Embryobildung unmöglich von der Masse des Nucleoplasmas im Furchungskern abhängen könne, da dieselbe doch jeden Augenblick durch Wachsthum vermehrt werden kann? Wir sehen bekanntlich die Kernsubstanz während der Embryobildung in ausserordentlichem Maasse und mit erstaunlicher Raschheit sich vermehren; eine un-

gefährte Berechnung ergab mir¹⁾ z. B., dass im Ei einer Gallwespe die Kernmasse im Beginn der Keimhautbildung und der Anwesenheit von 26 Kernen schon das Siebenfache der Masse des Furchungskerns enthalten ist. Wie sollte es nun da denkbar sein, dass die Embryobildung aus Mangel an Kernsubstanz je stille stünde, und wenn dies der Fall wäre, wie konnte sie da überhaupt beginnen? Man könnte denken, wenn überhaupt Keimplasma in genügender Menge vorhanden ist, um die Furchung einzuleiten, dann muss es auch ausreichen, um die Entwicklung durchzuführen, denn es wächst ja unausgesetzt und müsste also stets auf der Höhe bleiben können, die es zu Anfang besass, und die eben grade genügt, um die folgende Theilung einzuleiten; wenn aber auf jeder ontogenetischen Stufe die Masse des Kernplasmas grade genügt, um die folgende Stufe zu erreichen, dann müsste die gesamte Ontogenese nothwendig vollendet werden.

Der Fehler in dieser Deduction liegt darin, dass sie das Wachsthum der Kernsubstanz als unbegrenzt und unbedingt voraussetzt. Das ist sie aber nicht; vielmehr hängt die Intensität des Wachsthum, abgesehen von der Qualität des Kerns und von der Ernährung, die wir als gleich annehmen wollen, jedenfalls auch von der Quantität der Kernsubstanz ab, mit welcher Wachsthum und Theilungsvorgänge beginnen. Es muss ein Optimum der Quantität geben, bei welchem das Kernwachsthum am raschesten und leichtesten vor sich geht, und dieses wird eben mit der Normalgrösse des Furchungskerns gegeben sein. Diese Grösse genügt grade, um in bestimmter Zeit und unter bestimmten äussern Bedingungen die zum Aufbau des Embryos nöthige Kernsubstanz zu erzeugen und die lange Reihe von Zelltheilungen hervorzurufen. Ist der Furchungskern kleiner, aber doch gross genug, um in Theilung zu treten, so werden die Kerne der zwei ersten Embryonalzellen noch um etwas mehr hinter ihrer normalen

¹⁾ Weismann, „Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge im Insektenei“. Bonn 1882, p. 106.

Grösse zurückbleiben, weil eben wegen zu geringer Grösse des Furchungskerns das Wachsthum desselben während und nach der Theilung ein minder rasches sein wird. Da nun aber die Kerne während der Embryobildung nicht in den Ruhezustand gelangen, vielmehr sofort wieder zur Theilung schreiten, so müssen sie in diesem Fall immer mehr und mehr hinter der normalen Grösse des betreffenden Stadiums zurückbleiben; ihr Wachsthum muss immer weniger intensiv werden, je weiter sie hinter dem Optimum der Grösse zurückbleiben. Schliesslich muss ein Zeitpunkt eintreten, in welchem sie zur Theilung überhaupt nicht mehr im Stande sind, oder doch wenigstens den Zellkörper nicht mehr so beherrschen, dass sie ihn zur Theilung zwingen können.

Der erste entscheidende Zeitpunkt für die Embryonalentwicklung ist die Reife des Eies, die Umwandlung des Keimbläschens zur Richtungsspindel und die Beseitigung des ovogenen Kernplasmas durch die Abschnürung der Richtungskörperchen, oder einen analogen Vorgang. Das Eintreten dieses Vorgangs selbst muss seine Ursache haben, und ich suchte oben schon zu zeigen, dass sie in dem Massenverhältniss liegen kann, welches sich bis zu diesem Moment zwischen den beiderlei Plasmaarten des Keimbläschens ausgebildet hat. Ich denke mir, dass die zuerst geringe Menge des Keimplasmas allmählig so herangewachsen ist, dass sie nur zum ovogenen Plasma in Gegensatz treten kann. Ich will das nicht weiter ausführen, da der Thatachenboden dazu nicht ausreicht, dass aber überhaupt ein Gegensatz der Kräfte bei der Kerntheilung sich einstellt und die bewegende Ursache der Theilung ist, das lehrt der Augenschein, und Roux¹⁾ kann sehr wohl im Recht sein, wenn er diesen Gegensatz auf elektrische Kräfte bezieht. Mag dem aber sein, wie ihm will, das Eine ist nicht zu bezweifeln, dass die Entwicklung dieses Gegenstandes auf innern Zuständen des Kerns selbst, wie sie

¹⁾ W. Roux, „Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren“. Leipzig 1883.

sich während des Wachstums ausbilden, beruht. Es kann nicht allein von der Masse des Kernfadens abhängen, ob der Kern in Theilung eintritt oder nicht, sonst könnten nicht zwei Theilungen unmittelbar aufeinander folgen, wie es doch grade bei der Abschnürung der beiden Richtungskörperchen der Fall ist, und ebenso bei den nachträglichen Theilungen der bereits abgelösten Richtungskörper. Es müssen innere Zustände des Kerns neben seinem Masseverhältniss dabei eine wesentliche Rolle spielen, die Masse allein nöthigt noch nicht zur Kerntheilung, sonst würde das Keimbläschen sich lange vor der Reifung des Eies theilen, da es ja viel mehr Nucleoplasma enthält, also z. B. der nach Ausstossung der beiden Richtungskörper zurückbleibende Eikern, der doch in den meisten Fällen zu weiteren Theilungen unfähig ist. Dass aber auf der andern Seite auch die Masse dabei eine wesentliche Rolle spielt, zeigt der sofortige Eintritt des durch Copulation des Ei- und Spermakerns gebildete Furchungskern. Man hat sich wohl die Wirkung der Befruchtung nach Analogie des Funkens vorgestellt, der in ein Pulverfass fällt: die Masse explodirt, d. h. die Furchung beginnt; es werden auch heute noch Manche dazu neigen, den polaren Gegensatz, der sich durch Kerntheilung unmittelbar nach dem Moment der Befruchtung kundgibt, auf den Gegensatz des Weiblichen und Männlichen zu beziehen. Dem muss aber ganz bestimmt entgegengehalten werden, dass der polare Gegensatz bei jeder Kerntheilung nach den bedeutungsvollen Entdeckungen Flemming's und van Beneden's nicht in der Gegenüberstellung männlicher und weiblicher Kernschleifen, sondern in der Gegenüberstellung und gegenseitigen Abstossung der beiden Hälften derselben Kernschleifen beruht. Die Schleifen des Vaters und der Mutter bleiben beisammen durch die ganze Ontogenese hindurch.

Was kann es nun also sein, was die Kerntheilung nach der Befruchtung hervorruft, und was fehlt, dass sie ohne diese in den meisten Fällen nicht eintritt? Es gibt nur eine Möglichkeit, nämlich die plötzlich durch die Copulation

aufs Doppelte angewachsene Masse des Kerns. In der Differenz des väterlichen und mütterlichen Kerns kann der Grund nicht liegen, möchte dieselbe auch von einer uns gänzlich unbekannten und verborgenen Natur sein, weil eben die Polarität sich nicht zwischen der väterlichen und mütterlichen, sondern innerhalb jeder väterlichen und mütterlichen Kernhälfte entwickelt. Wir sind also genöthigt zu schliessen, dass die Vermehrung der Masse des Kerns den Anstoss zur Theilung gibt, zu welcher die Disposition schon vorher vorhanden war. Mir scheinen auch dieser Annahme theoretische Schwierigkeiten nicht entgegenzustehen, vielmehr ist es eine naheliegende Vermuthung, dass neben innern Verhältnissen des Kerns vor Allem sein Massenverhältniss zu dem des Zellkörpers in Betracht kommt. Es ist denkbar oder vielleicht sogar wahrscheinlich, dass der Kern zur Theilung schreitet, sobald seine wirksame Substanz eine gewisse Mächtigkeit erreicht hat, unbeschadet der oben gemachten Annahme, dass gewisse innere Zustände der Kernsubstanz selbst vorhanden sein müssen, damit Theilung eintreten könne. Diese Zustände können vorhanden sein und die Theilung tritt dennoch nicht ein, weil das richtige Massenverhältniss zwischen Kern und Zelle oder zwischen den verschiedenen Idioplasma-Arten des Kerns noch nicht da ist. So denke ich mir den Zustand eines befruchtungsbedürftigen Eies nach Ausstossung der ovogenen Kernsubstanz, d. h. der Richtungskörperchen. Dass diese ausgestossen wurden, beweist eben, dass die Masse des Kerns vorher genügte, um Theilung hervorzurufen. Nachher genügt sie aber nicht mehr dazu.

Ein Beispiel wird meine Meinung noch deutlicher machen. Bei *Ascaris megalocephala* bildet die Kernsubstanz des Eikerns zwei Schleifen, die des Spermakerns ebenfalls, der Furchungskern enthält also vier Schleifen und ebenso die ersten Furchungszellen. Gesetzt nun, die erste embryonale Kerntheilung erfordere soviel Kernsubstanz, als zur Bildung von vier Schleifen gehört; so würde ein Ei, welches nur zwei oder drei Schleifen aus seinem Kernfaden bilden kann, sich

unmöglich parthenogenetisch entwickeln können, es würde auch die erste Theilung nicht zu Stande bringen. Nehmen wir weiter an, dass vier Schleifen zwar genügen, um Kerntheilung einzuleiten, dass aber zur Durchführung der ganzen Ontogenese (einer bestimmten Art) vier Schleifen von bestimmter Grösse und Masse nothwendig sind, so würden Eier, deren Eikern einen Kernfaden von nur eben genügender Länge besitzt, um sich in vier Segmente zu zerlegen, zwar die erste Theilung durchführen können, vielleicht auch noch die zweite, dritte — n^{te} , aber auf irgend einem Punkte der Ontogenese wird die Kernsubstanz ungenügend werden und die Entwicklung wird stille stehen. Das wären dann jene Eier, die ohne Befruchtung zwar in Entwicklung eintreten, aber vor Beendigung derselben still stehen. Man könnte diese Verlangsamung der Entwicklung bis zu schliesslichem Stillstand etwa einem Eisenbahnzug vergleichen, der eine Reihe von Anschlüssen zu erreichen hat und der wegen mangelhafter Maschine zu langsam fährt. Er erreicht aber, wenn auch mit einiger Verspätung, noch den ersten, vielleicht, wenn auch mit noch grösserer Verspätung, auch noch den zweiten oder dritten Anschluss, aber schliesslich — da die Verspätung immer wächst — muss er ihn verfehlen. Die Kernsubstanz wächst während der Entwicklung unausgesetzt; aber das Tempo ihrer Zunahme ist bedingt durch die zwei Factoren ihrer eignen Masse und der Ernährung. Die Ernährung nun hängt bei der Entwicklung des Eies von der Masse des Zellkörpers ab, die gegeben ist und nicht vergrössert werden kann; wenn nun die Kernmasse von Anfang an um Etwas zu gering war, so wird sie von Stadium zu Stadium immer ungenügender werden, da ihr Wachsthum geringer ist, als es selbst bei normaler Anfangsmasse hätte sein müssen, folglich von Stufe zu Stufe ein immer stärkeres Zurückbleiben hinter der Normalmasse eintreten muss, ähnlich jenem Eisenbahnzug, der immer weiter hinter den Anschlussstationen zurückbleibt, weil seine Maschine, mag sie auch möglichst stark geheizt werden, die normale Fahrgeschwindigkeit nicht erreichen kann.

Man wird mir einwerfen, dass die vier Schleifen bei *Ascaris* doch nicht zur Kerntheilung nothwendig sein könnten, da ja bei der Abtrennung der Richtungskörper eine Kerntheilung stattfindet, aus der der Eikern mit nur zwei Schleifen hervorgehe. Allein das beweist doch nur, dass die Masse von vier Schleifen nicht für alle Kerntheilungen nöthig ist, keineswegs widerlegt es die Annahme, dass zur Theilung des Furchungskerns diese bestimmte Masse, deren sichtbarer Ausdruck die vier Schleifen sind, auch entbehrt werden könnte. Man darf doch die Zellsubstanz nicht ganz ausser Acht lassen; wenn sie auch nicht der Träger der Vererbungstendenzen ist, so ist sie doch für jede Action des Kerns nothwendig und sicherlich auch in hohem Grade bestimmend. Nicht umsonst steigt bei allen thierischen Eiern, die wir kennen, das Keimbläschen zur Reifungszeit an die Oberfläche des Eies und vollzieht dort seine Umwandlung; offenbar ist es dort ganz andern Einflüssen von Seiten des Zellkörpers unterworfen, als im Centrum des Eies, und gewiss könnte eine so ungleiche Zelltheilung, wie sie bei der Abschnürung der Richtungskörperchen erfolgt, gar nicht stattfinden, wenn der Kern im Centrum des Eies liegen bliebe.

Das hindert aber nicht, dass nicht unter Umständen die Kernsubstanz des Eikerns nach Abschnürung der Richtungskörper doch grösser sein und die nöthigen vier Kernschleifen bilden könnte. Eier also, bei welchen die Masse des Eikerns — das Keimplasma — so gross wäre, dass die erforderlichen vier Kernschleifen in normaler Grösse ebenso gross, als sie durch Befruchtung gebildet werden, sich ausgestalten könnten, das wären Eier, die auf parthenogenetischem Wege sich entwickeln könnten und müssten.

Natürlich ist die Vierzahl der Schleifen nur als Beispiel gewählt; für jetzt wissen wir noch nicht, ob überall grade vier Schleifen im Furchungskern liegen, überhaupt ruhen ja diese ganzen Erwägungen, soweit sie ins Einzelne gehen, auf willkürlicher Annahme, aber die Grundvorstellung, dass die Masse des Kerns entscheidet *ceteris paribus*, muss ich für

richtig und für einen aus den Thatsachen hervorgehenden Schluss halten. Es liegt auch gar nicht ausserhalb des Bereichs der Möglichkeit, dass es noch gelingen werde, die Richtigkeit dieser Annahme zu erweisen. Wenn es gelingt, bei ein und derselben Art die Kernschleifen des durch Befruchtung und andererseits des auf parthenogenetischem Wege gebildeten Furchungskerns zu ermitteln, so wird die Entscheidung gegeben sein.

Man wird mir aber vielleicht die Fortpflanzung der Bienen als Einwurf entgegenhalten. Aus dem gleichen Ei wird hier ein weibliches oder ein männliches Thier, je nachdem das Ei befruchtet wurde, oder nicht; dasselbe Ei, was befruchtet werden kann, vermag also, falls es keinen Samenfaden erhält, sich parthenogenetisch zu entwickeln. Die befruchtete Königin hat es in ihrer Gewalt, ein Ei zum Männchen oder Weibchen werden zu lassen, indem sie dasselbe unbefruchtet ablegt oder Sperma hinzutreten lässt. Sie „weiss es im Voraus“¹⁾, ob das Ei sich weiblich oder männlich entwickeln wird, und legt die einen in Arbeiter- oder Königinzellen, die andern in Drohnenzellen. Nach den Entdeckungen Leuckart's und von Siebold's sind alle Eier an sich entwicklungsfähige männliche und werden nur durch Befruchtung in weibliche verwandelt. Dies scheint unvereinbar mit der hier vortragenen Ansicht von der Ursache der Parthenogenese, denn wenn wirklich dasselbe Ei mit genau demselben Inhalt, vor Allem mit genau demselben Furchungskern sich geschlechtlich oder parthenogenetisch entwickeln kann, dann muss die Befähigung zu parthenogenetischer Entwicklung anderswo ihren Grund haben, als in der Quantität des Keimplasmas.

So scheint es; ich glaube aber, dass dem nicht so ist. Ich bezweifle zwar durchaus nicht, dass wirklich dasselbe Ei

¹⁾ So drücken sich die Bienenzüchter aus, z. B. der verdiente von Berlepsch; genauer gesprochen würde man natürlich sagen müssen, der Anblick einer Drohnenzelle reize die Biene zum Ablegen eines unbefruchteten, der Anblick einer Arbeiter- oder Königinzelle zur Ablage eines befruchteten Eies.

sich mit oder ohne Befruchtung entwickeln kann, vielmehr habe ich aus sorgfältigem Studium der zahlreichen und vortrefflichen Untersuchungen über diesen Punkt, welche ausser von den oben Genannten in ganz besonders schlagender Weise auch von Bessels¹⁾ angestellt wurden, die Ueberzeugung der Richtigkeit und Unumstösslichkeit dieses Satzes gewonnen. Man muss unumwunden anerkennen, dass dieselben Eier, welche unbefruchtet sich zu Drohnen entwickeln, Arbeiterinnen oder Königinnen geben, wenn sie befruchtet werden. Schon ein einziger Versuch, wie ihn Bessels anstellte, ist dafür beweisend. Er schnitt einer jungen Königin die Flügel ab, machte sie dadurch unfähig zum Hochzeitsflug und beobachtete nun, dass alle Eier, die sie legte, sich zu männlichen Individuen entwickelten. Er hatte den Versuch in anderer Absicht angestellt, nämlich um den Beweis zu führen, dass aus unbefruchteten Eiern Drohnen entstehen; da aber junge, eben befruchtete Königinnen normaler Weise nur weibliche Eier, d. h. befruchtete legen, so beweist der Versuch zugleich den obigen Satz, denn dieselben, zuerst reifenden Eier würden befruchtet worden sein, falls die Königin begattet gewesen wäre. Die Annahme, dass die Königin zu gewisser Zeit etwa befruchtungsbedürftige, zu anderer Zeit parthenogenetische Eier hervorbringe, ist durch diesen Versuch vollkommen ausgeschlossen: die Ovarial-Eier müssen alle genau von derselben Art sein, es gibt keinen Unterschied zwischen solchen, die befruchtet werden und solchen, die nicht befruchtet werden.

Folgt nun aber daraus, dass die Masse des Keimplasmas im Furchungskern das Entscheidende für den Beginn der Embryonalentwicklung nicht sein kann? Ich glaube nicht. Es ist ja sehr wohl denkbar, dass der Eikern, nachdem er sich des ovogenen Nucleoplasmas entledigt hat, in doppelter

¹⁾ E. Bessels, „Die Landois'sche Theorie widerlegt durch das Experiment“. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 18, p. 124. 1868.

Weise zum Furchungskern vervollständigt werden kann, einmal durch Copulation mit einem Spermakern und dann durch einfaches Wachstum auf das Doppelte seiner Masse. Es liegt in dieser letzteren Annahme so wenig etwas Unwahrscheinliches, dass man vielmehr eher zu fragen geneigt ist, warum denn ein solches Wachstum nicht bei allen Eiern eintritt, wenn sie unbefruchtet bleiben? Darauf wird denn die richtige Antwort wohl die sein, dass es der Natur auf die Durchführung der geschlechtlichen Fortpflanzung ankam und eine allgemein stattfindende Parthenogenese nur dadurch verhütet werden konnte, dass die Eier steril gemacht wurden, falls sie unbefruchtet blieben. Dies geschah dadurch, dass der Eikern nach Ausstossung des ovogenen Nucleoplasmas die Fähigkeit weiter zu wachsen verlor.

Der Fall der Biene beweist sehr schön, dass der Unterschied zwischen Eiern, die der Befruchtung bedürfen und solchen, die sie nicht bedürfen, erst nach der Reifung des Eies und nach der Entfernung des ovogenen Plasmas eintritt. Die Vermehrung des Keimplasmas kann unmöglich hier schon vorher dagewesen sein, denn sonst würde der Eikern in jedem Falle allein schon die Embryonalentwicklung einleiten und das Ei könnte — aller Wahrscheinlichkeit nach — überhaupt nicht befruchtet werden. Denn der Gegensatz von Ei- und Spermakern beruht doch wohl eben darauf, dass jeder für sich allein ungenügend ist und der Ergänzung bedarf; wenn diese Ergänzung auf das Doppelte also schon vorher geleistet wäre, so würde der Eikern entweder dann keine Anziehung mehr auf den Spermakern ausüben, oder es würde — wie in den interessanten Superfötationsversuchen von Fol — zwar die Copulation eintreten, aber Missbildung des Embryo die Folge sein. Bei Daphniden glaube ich seiner Zeit gezeigt zu haben¹⁾, dass die Sommereier sich nicht nur parthenogenetisch entwickeln, sondern dass sie niemals befruchtet

¹⁾ „Daphniden“, Abhandl. VI, p. 324.

werden, und dies wird vielleicht seinen Grund darin haben, dass sie nicht befruchtungsfähig sind, weil ihr Furchungskern bereits gebildet ist.

Bei den Bienen wird also der Eikern, welcher sich mit der Reifung des Eies aus dem Keimbläschen bildet, entweder sich mit einem Spermakern copuliren, oder aber — falls kein Samenfaden das Ei erreicht — aus eigener Kraft zur doppelten Masse des Furchungskerns heranwachsen. Dass dabei im letzteren Fall der Embryo männlichen, im ersteren weiblichen Geschlechtes wird, ist eine Thatsache, die hier nicht weiter in Betracht kommt.

Es ist klar, dass ein solches Wachsen des Keimplasmas zunächst zwar wohl von der Ernährung des Kerns abhängt, d. h. also vom Eizellkörper, in erster Linie aber von inneren Zuständen des Kerns selber, von seiner Wachsthumsfähigkeit. Es ist anzunehmen, dass diese letztere dabei die Hauptrolle spielt, da ja überall in der organischen Natur die Grenze, welche dem Wachsthum gesetzt ist, auf inneren Zuständen des wachsenden Körpers beruht, und nur in mässigem Grade durch Unterschiede der Ernährung verschoben werden kann. Die phyletische Erwerbung der Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwicklung wird also auf einer Verschiebung der Wachsthumsfähigkeit des Eikerns beruhen.

Die hier vorgetragene Auffassung der Parthenogenese nähert sich am meisten der Ansicht Strasburger's, insofern dieser das Ausbleiben parthenogenetischer Entwicklung ebenfalls auf die zu geringe Menge des nach Ausstossung der Richtungskörperchen im Ei zurückbleibenden Nucleoplasmas bezieht, sie weicht aber von ihm darin ab, dass sie dies Eintreten von Parthenogenese nur in einer Vermehrung dieses Nucleoplasmas auf die normale Grösse des Furchungskerns sieht. Strasburger vermuthet „besonders günstige Ernährungsbedingungen, welche dem Mangel an Nucleo-Idioplasma entgegenwirken“, während mir die Ernährung schon desshalb in zweiter Linie zu stehen scheint, weil bei den Bienen

dasselbe Ei befruchtet oder parthenogenetisch sich entwickeln kann, die Ernährungsbedingungen des Kerns also in beiden Fällen die gleichen sind. Strasburger¹⁾ stellt drei Möglichkeiten auf, wie Parthenogenese zu Stande kommen könne; er denkt zunächst an eine „Ergänzung des Idioplasmas im Eikern“ durch besonders günstige Ernährungsverhältnisse. Dabei wird man freilich sofort zu der Frage geführt, warum denn ein Theil dieses „Idioplasmas“ vorher ausgestossen werden musste, wenn er doch unmittelbar darauf wieder notwendig wurde. Das würde sich nur durch die oben gemachte Voraussetzung erklären, dass das ausgestossene Kernplasma von anderer Beschaffenheit sei, als das jetzt neu gebildete. Freilich wissen wir ja auch noch nicht sicher; ob bei den Eiern, bei welchen Parthenogenese vorkommt, ein Richtungskörperchen ausgestossen wird, aber wir wissen doch, dass das Ei der Biene dieselben Reifeerscheinungen durchmacht, mag es befruchtet werden, oder nicht. Die zweite Möglichkeit, „dass unter diesen Bedingungen das halbe (— oder wohl richtiger viertel —) Idioplasma des Eikerns zur Einleitung der Entwicklungsvorgänge im Cyto-Idioplasma genüge“, kann ich kaum für annehmbar halten, und die letzte, „dass das Cyto-Idioplasma hier, von der Umgebung aus ernährt, an Masse zunahm und den Eikern zwang in Theilung einzutreten“, setzt voraus, dass der Zellkörper den Anstoss zur Theilung des Kerns gibt, was jedenfalls noch nicht erwiesen ist. Mir scheinen die Thatsachen viel mehr darauf hinzuweisen, dass der Zellkörper nur die Bedeutung eines Nährbodens für den Kern hat und grade die von Strasburger angezogenen, schon erwähnten Beobachtungen von Fol über Superfötation scheinen mir dies des Weiteren zu belegen. Wenn Spermakerne im Ueberschuss ins Ei eindringen, so können diese unter dem ernährenden Einfluss des Zellkörpers zu Attractionscentren werden und einen Amphiaster bilden, d. h. den ersten Schritt zur Kern- und Zelltheilung thun. Sie können

¹⁾ a. a. O. p. 150.

nicht den ganzen Zellkörper beherrschen und zur Theilung bringen, aber sie erzwingen sich eine gewisse Machtsphäre, und sie thun dies, nachdem sie auf Kosten des Zellkörpers zu einer gewissen Grösse herangewachsen sind. Strasburger hat ganz Recht, wenn er dies eine „partielle Parthenogenesis“ nennt; eine solche wird aber vermuthlich jeder Eikern auch eingehen, nur dass er sie nicht in allen den Fällen zu totaler Parthenogenesis steigern kann, wo er — wie hier der Spermakern — vermöge der ihm innewohnenden Assimilationskraft nicht die genügende Grösse erlangen kann. Aber nicht die Zelle zwingt den Kern zur Theilung, sondern umgekehrt. Es wäre auch vollkommen irrig zu glauben, dass parthenogenetische Eier ein grösseres Nährmaterial enthalten müssten, um dadurch den Kern besser zu ernähren. Die parthenogenetischen Eier von gewissen Daphniden (*Bytotrephes*, *Polyphemus*) sind sehr viel kleiner, als die befruchtungsbedürftigen Wintereier derselben Arten; auch ist es ein Irrthum, wenn Strasburger meint, es sei „mit Sicherheit festgestellt, dass günstige Ernährungsbedingungen bei Daphniden parthenogenetische Entwicklung veranlassen, während ungünstige Bedingungen die Bildung befruchtungsbedürftiger Eier hervorrufen“. Allerdings hat sich Carl Düsing¹⁾ in seinem beachtenswerthen Buch über die Entstehung des Geschlechts mit Geschick und Scharfsinn bemüht, aus meinen Versuchen und Beobachtungen über die Fortpflanzung der Daphniden den Satz zu erweisen, „dass sich je nach der Stärke der Ernährung im Ovarium Winter- oder Sommereier bilden“, ich glaube aber nicht, dass ihm dies gelungen ist. Jedenfalls kann von einer „Sicherstellung“ desselben keine Rede sein. Wohl habe ich beobachtet, dass bei solchen Daphniden (*Sida*), welchen man in Gefangenschaft nicht die richtige Nahrung verschaffen kann, welche also Hunger leiden, die reifenden Eier in ihren Ovarien zerfallen und resorbirt werden, dass also solche Thiere ge-

¹⁾ Carl Düsing, „Die Regulirung des Geschlechtsverhältnisses“. Jena 1884.

wissermaassen ihr Leben fristen auf Kosten ihrer Nachkommenschaft; aber es wäre ganz verfehlt, wollte man mit Düsing aus der Aehnlichkeit, welche solche schwindenden Eifollikel mit den bei der Wintereibildung normalerweise sich auflösenden Keimzellengruppen besitzen, den Schluss ziehen, dass bei einem mässigeren Grad von Hunger Wintereier gebildet worden wären. Düsing citirt ferner meine gelegentliche Angabe, dass Bildung von Dauereiern bei *Daphnia* öfters in solchen Versuchsgläsern eingetreten sei, die ich „längere Zeit nachzusehen versäumt und in denen sich nun eine zahlreiche Nachkommenschaft angesammelt hatte“. Er schliesst völlig irrthümlich auf Nahrungsmangel in diesen vernachlässigten Gläsern; hätte ich einen solchen Schluss voraussehen können, so würde ich ihm leicht haben vorbeugen können durch den Zusatz, dass grade in solchen Gläsern eine ungestörte Wucherung verschiedentlicher Algen stattfand, so dass nicht Mangel, sondern Ueberfluss an Nahrung in ihnen herrschte. Ich habe übrigens seither direkte Versuche angestellt, indem ich Jungfernweibchen so knapp wie möglich ernährte; sie gingen aber in keinem Fall zur geschlechtlichen Fortpflanzung über¹⁾.

Es gehört schon einige Voreingenommenheit dazu, um nicht zu sehen, dass schon die Genese der beiderlei Eier selbst eine Entstehung der Sexualeier aus Mangel und schlechterer Ernährung gradezu ausschliesst. Die befruchtungsbedürftigen Dauereier sind stets grösser, als die parthenogenetischen „Sommer“-Eier und brauchen weit mehr Nährmaterial, als diese. Bei *Moina* z. B. gehören zur Bildung eines Dauereies über 40 grosse Nährzellen, zu der eines Sommereies nur 3! Düsing kennt diese Thatfachen und führt sie an! Wie sollte auch Dauerei-Bildung von schlechterer Ernährung abhängen, da doch die Zeit der Dauerei-Bildung grade die des allerreichlichsten Nahrungsvorraths ist.

¹⁾ Ich denke diese Versuche an einem andern Orte gelegentlich im Zusammenhang mit andern Beobachtungen mitzutheilen.

Bei allen Seebewohnern z. B. tritt die sexuelle Fortpflanzung erst gegen den Herbst hin auf, die Dauereier sind hier ächte Winter Eier, bestimmt, die Art über den Winter hinaus zu erhalten. Zu keiner Zeit des Jahres aber ist die Nahrung der Daphniden so reichlich vorhanden, wie im September und October, oft auch noch bis tief in den November hinein (in Süddeutschland). Für die zahlreichen Moderfresser sind die Wasser zu dieser Zeit angefüllt mit Flocken pflanzlicher und thierischer Zerfallprodukte, für die räuberischen Polyphemiden wimmelt es von allen Arten von Crustaceen, Räderthieren und Infusorien; wo sollte da Mangel an Nahrung herkommen? Wer je im Herbst mit dem feinen Netz in unsern Süßwassern gefischt hat, der wird zuerst erstaunt gewesen sein über den enormen Reichthum an niederen Thieren, und dies um so mehr, wenn er im Stande war, es mit der spärlichen Frühljahrsbevölkerung derselben Oertlichkeiten zu vergleichen. Im Frühjahr und Sommer aber pflanzen sich die betreffenden Daphniden durch Parthenogenese fort. Ich bin weit entfernt, meine Versuche an Daphniden für erschöpfend und abschliessend zu halten, und habe dies ja auch bei ihrer Veröffentlichung gesagt, aber so viel scheint mir allerdings durch sie festgestellt zu sein, dass direkte, das einzelne Individuum treffende Einflüsse, heissen sie Ernährung oder Temperatur oder sonstwie, nicht die Art der Eier bedingen, welche hervorgebracht werden, sondern der indirekte Einfluss der Lebensbedingungen, vor Allem die durchschnittliche Häufigkeit des Eintritts von schädlichen, die gesammte Colonie vernichtenden Ereignissen, wie sie die Winterkälte, oder das sommerliche Austrocknen der Pfützen darstellen. Ich kann gegenüber Düsing nur auf das verweisen, was ich früher gegen Herbert Spencer¹⁾ vorbrachte, der schon dieselbe Ansicht aufgestellt hat, „dass herabgesetzte Ernährung die geschlechtliche Fortpflanzung zur Folge habe“.

¹⁾ Weismann, Daphniden, Abhandl. VII, p. 329; Herbert Spencer, „Die Principien der Biologie“; deutsch von Vetter, Stuttgart 1876, p. 249.

Eine meiner Beobachtungen scheint nun freilich dieser Ansicht eine Stütze zu gewähren, aber doch nur, wenn man sie ausser Zusammenhang betrachtet. Ich meine das Verhalten der Gattung *Moina*, die Thatsache, dass beim Fehlen von Männchen solche Weibchen von *Moina*, welche Sexualeier in ihren Ovarien tragen, und welche auch später beim Vorhandensein von Männchen nur befruchtungsbedürftige Eier producirt haben würden, zur Bildung parthenogenetischer Sommereier übergehen, falls das betreffende Winterei nicht abgelegt, sondern im Eierstock resorbirt wird. Das sieht freilich auf den ersten Blick so aus, als ob die durch den Zerfall des grossen Wintereies gesteigerte Nahrungszufuhr im Ovarium die Erzeugung parthenogenetischer Eier hervorrufe. Dieser Anschein wird noch erhöht durch Folgendes. Der Uebergang zur Parthenogenese kommt nur bei der einen Art von *Moina*, bei *Moina rectirostris* vor, bei dieser aber stets und ohne Ausnahme; bei der andern von mir untersuchten Art, *Moina paradoxa*, werden einmal gebildete Wintereier auch stets abgelegt, und bei dieser Art gehen solche Weibchen nicht zur Sommerei-Bildung über. Dennoch ist Düsing im Irrthum, wenn er dieses Beharren bei der Bildung von Sexualeiern darauf bezieht, dass hier die starke Zufuhr von Nahrung durch das im Ovarium zerfallende Ei in Wegfall kommt. Bei vielen andern Daphniden, die ich untersucht habe, wenden sich die Weibchen häufig wieder der Bildung parthenogenetischer Sommereier zu, nachdem sie ein oder mehrmals befruchtete Dauereier abgelegt haben. So verhält es sich z. B. bei allen *Daphnia*-Arten, die ich kenne, und dies allein beweist wohl, dass die abnorme Nahrungszufuhr eines im Ovarium zerfallenden reifen Wintereies nicht die Ursache darauf folgender Parthenogenese ist, wie es denn zugleich wieder von Neuem beweist, dass auch die bessere oder schlechtere Ernährung des ganzen Thiers Nichts mit der Art der Eibildung zu thun hat, denn die Ernährung ist ja inzwischen dieselbe geblieben, jedenfalls nicht besser geworden. Es ist irrig, überall direkte äussere Ursachen für den

Modus der Eibildung verantwortlich zu machen. Natürlich müssen direkte Ursachen da sein, die es bedingen, dass ein Keim zum Winterei, ein anderer zum Sommerei wird, aber sie liegen nicht ausserhalb des Thieres und nicht in der Nahrungszufuhr zu seinem Ovarium, sondern in jenen, für uns heute noch nicht weiter analysirbaren Verhältnissen, welche wir als die specifische Constitution der Art vorläufig bezeichnen müssen. In jungen Männchen von Daphniden sehen die Hoden genau so aus, wie in jungen Weibchen die Ovarien¹⁾; dennoch werden sie Spermazellen liefern und nicht Eier, dafür bürgt uns die am jungen Thier schon erkennbare männliche Form der ersten Antenne, oder des Klammerfusses. Wer kann aber sagen, welche direkte Ursachen die Keimzellen hier veranlassen, zu Spermazellen zu werden und nicht zu Eizellen? Liegt es etwa an der Ernährung? Oder liegt es an der Ernährung, wenn stets die dritte Keimzelle einer vierzelligen Keimgruppe weiblicher Daphniden zur Eizelle wird, die andern aber sich zu Gunsten des Eies als Nährzellen auflösen?

Das sind, glaube ich, deutliche Beispiele dafür, dass die direkt bewirkenden Ursachen der Richtung, welche die Entwicklung in einem speciellen Fall einschlägt, nicht in den äussern Einflüssen zu suchen sind, sondern in der Constitution der betreffenden Theile.

Ganz ebenso verhält es sich bei der Entscheidung über die Qualität der Eibildung. In der Constitution der einen Moina-Art ist es enthalten, dass ein bestimmtes Thier nur Wintereier producirt oder nur Sommereier, bei der andern Moina-Art kann der Wechsel zur Sommereibildung eintreten, er erfolgt aber nur, wenn das Winterei unbefruchtet bleibt. Das letztere erscheint mir als eine specielle Anpassung dieser und anderer Arten vielleicht an den hier öfters eintretenden Männchenmangel. Jedenfalls leuchtet es ein, dass ein Vorthail

¹⁾ Dasselbe ist seither für Arten aus verschiednen andern Thiergruppen festgestellt worden.

darin liegt, wenn bei ausbleibender Befruchtung das befruchtungsbedürftige Ei für den Organismus nicht verloren geht, sondern resorbiert wird. Es ist dies eine Einrichtung, die der nachfolgenden Produktion von Sommereiern zu Gute kommt, ohne aber doch ihre Ursache zu sein.

Die Dinge liegen in der Natur nicht immer so einfach, das zeigt die kleine Gruppe der Daphniden sehr deutlich. Bei manchen Arten sind die Weibchen, welche Wintereier hervorbringen, reine Sexualweibchen und gehen niemals zur Parthenogenese über, bei andern können sie dies thun, thun es aber nur bei Männchenmangel, bei noch andern aber geschieht es regelmässig. Ich habe in meinen Daphniden-Arbeiten zu zeigen versucht, wie dies mit den verschiedenen äussern Bedingungen, unter denen die verschiedenen Arten leben, zusammenhängen kann, ganz ebenso, wie auch der frühere oder spätere Eintritt der Sexualperiode, und wie schliesslich der ganze cyklische Wechsel von sexueller und parthenogenetischer Fortpflanzung auf Anpassung an bestimmte äussere Lebensbedingungen beruht.

Sollte ich aber sagen, wie man sich etwa die direkten Ursachen vorzustellen und wo man sie zu suchen habe, welche es bewirken, dass das eine Mal parthenogenetische Sommer-eier, das andere Mal befruchtungsbedürftige Wintereier hervorgebracht werden, so kann ich das von der oben dargelegten Hypothese über die Zusammensetzung des Keimbläschens aus ovogenem Kernplasma und aus Keimplasma ohne Schwierigkeit thun. Ich möchte aber dabei etwas weiter ausgreifen und auch die beiden oben als Beispiele aufgeführten Fälle von den Ei-Nährzellen und den Spermazellen heranziehen.

Die direkte Ursache, warum die völlig identisch erscheinenden Zellen des jugendlichen Daphniden-Spermariums und -Ovariums sich einerseits zu Spermazellen, andererseits zu Eizellen entwickeln, sehe ich darin, dass in dem Kernplasma beider zwar völlig gleiches (etwaige individuelle Verschiedenheiten abgerechnet) Keimplasma enthalten ist, aber verschiedenes histogenes Kernplasma; in den

männlichen Keimzellen nämlich spermogenes, in den weiblichen ovogenes Plasma. Dies muss sogar so sein, wenn anders unsre Grundanschauung richtig ist, dass die spezifische Natur des Zellkörpers von der seines Kerns bestimmt wird.

Ebenso werden die weiblichen Keimzellen des Daphniden-Ovariums, die zuerst nicht im geringsten von einander sich unterscheiden, doch dadurch verschieden sein, dass ihr Kernplasma ein Gemisch verschiedener Plasma-Arten in verschiedenem Verhältniss ist. Keimzellen, die feinkörnigen ziegelrothen Winterdotter (*Moina rectirostris*) bilden sollen, müssen ein ovogenes Plasma von etwas anderer Molekularstructur besitzen, als solche, welche nur wenige grosse blaue Fettkugeln (Sommer-eier derselben Art) abscheiden sollen. Weiter wird auch das Verhältniss zwischen Keimplasma und ovogenem Plasma in beiderlei Keimzellen ein verschiednes sein können, und es wäre eine sehr einfache Erklärung der sonst räthselhaften Rolle, welche die Nährzellen spielen, dürfte man annehmen, dass bei ihnen die Beimischung von Keimplasma ganz fehlt; es wäre damit die Ursache gegeben, warum sie nicht in embryonale Entwicklung eintreten können, sondern bis zu einer gewissen Grösse heranwachsen und dann stille stehen, wenn freilich auch daraus allein es sich noch nicht erklärte, warum sie sich dann nun langsam in der umgebenden Flüssigkeit auflösen. Wenn man aber weiss, dass auch Eizellen sich sofort aufzulösen beginnen, sobald die betreffende Daphnide schlecht ernährt wird, so wird man kaum umhin können, auch die Auflösung der Nährzellen auf ungenügende Ernährung zu beziehen, welche eintritt, sobald die Eizelle bei Erreichung einer bestimmten Grösse eine überlegene Assimilationskraft geltend macht. Es war aber bisher durchaus nicht zu verstehen, warum grade immer die dritte Eizelle einer Keimzellengruppe diese Ueberlegenheit entwickelte und zur Eizelle wurde; besässe sie eine in Bezug auf Ernährung begünstigte Lage, so könnte man vermuthen, dass sie den drei andern Keimzellen in der Entwicklung voraneilte und diese dadurch am Weiterwachsen verhinderte; allein davon

lässt sich Nichts mit irgend welcher Wahrscheinlichkeit sehen, wie ich dies auch früher schon hervorhob, obwohl ich mich zuletzt aus Mangel einer besseren Erklärung dennoch zu dieser Annahme entschloss, wenn auch nur als zu einer „provisorischen Zurechtlegung der Thatsachen“. Es bot sich mir damals noch nicht die Möglichkeit die Ursache der späteren Verschiedenheit jener vier, dem Anschein nach völlig identischen Zellen in ihre eigne Substanz zu verlegen. Jetzt aber steht es uns frei, die Annahme zu machen, dass mit der Theilung einer Urkeimzelle in zwei, und dann in vier Keimzellen eine ungleiche Theilung des Kernplasmas einhergehe, derart, dass nur eine der vier Zellen zugleich Keimplasma mit ovogenem Kernplasma erhalte, die drei andern aber nur das letztere. Auf diese Weise wird es auch verständlich, dass gelegentlich auch einmal die zweite Zelle der Keimgruppe zum Ei wird, was von meinem früheren Erklärungsversuch aus ganz unverständlich blieb. Es scheint mir durchaus kein Einwurf gegen diese Ansicht, dass auch ächte Eizellen, ja das ganze Ovarium mit allen seinen grösseren Keimzellen zerfallen und resorbirt werden kann, wenn das Thier anhaltend hungert, so wenig, als es ein Einwurf gegen die Unsterblichkeit der Einzelligen wäre, dass ein Infusorium verhungern kann. Das Wachsthum wird ja überhaupt nicht allein durch die innere Constitution zum Stillstand gebracht, sondern auch durch absoluten Mangel der Nahrung, aber es wäre doch recht verkehrt, wollte man die Grössendifferenzen der verschiedenen Thierarten von dem verschiednen gutem Ernährungsgrad derselben herleiten. Wie aber ein Sperling auch bei der allerbesten Ernährung niemals weder die Grösse noch die Gestalt des Adlers erreicht, so wird auch die zum Sommerei bestimmte Keimzelle niemals weder die Grösse noch die Gestalt und Farbe des Wintereies erreichen; es sind innere, constitutionelle Ursachen, welche bei beiden ihren Entwicklungsgang bestimmen, und im letzteren Falle kann es kaum etwas Anderes sein, als die verschiedene Beschaffenheit ihres Kernplasmas.

Alle diese Erwägungen beruhen auf der Voraussetzung, dass in der Substanz des Keimbläschens zweierlei Idioplasmen vereinigt sind, Keimplasma und ovogenes Plasma. Ich habe dafür bisher noch keinen eigentlichen Beweis vorgebracht, ich glaube aber, dass ein solcher gegeben werden kann.

Es gibt bekanntlich Eier, bei welchen die Richtungskörper erst nach dem Eindringen des Spermatozoons ins Ei ausgestossen werden. Brooks¹⁾ hat diese Thatsache schon zu einem Beweis gegen die Theorie von Minot und Balfour benutzt, indem er vollkommen richtig schliesst, dass, wenn wirklich das Richtungskörperchen die Bedeutung einer männlichen Zelle hätte, sich nicht absehen liesse, warum das Ei sich nicht auch ohne Befruchtung sollte entwickeln können, da es ja dann die ihm nöthige männliche Kernhälfte immer noch besässe. Solche Eier aber — z. B. die der Auster — entwickeln sich niemals unbefruchtet, sondern sterben, wenn sie nicht befruchtet werden.

Gegen dieses Argument liesse sich höchstens mit einer neuen Hypothese Etwas einwenden, deren Aufstellung ich den Vertheidigern dieser Theorie überlassen will. Aber die betreffende Thatsache scheint mir zugleich auch den Beweis zu liefern für die Anwesenheit zweier verschiedener Kernplasmen im Keimbläschen. Wäre nämlich das Kernplasma der Richtungskörper auch Keimplasma, so wäre nicht abzusehen, weshalb diese Eier sich nicht parthenogenetisch entwickeln sollten, dass sie ja dann in unbefruchtetem Zustand mindestens ebenso viel Keimplasma enthielten, als sie nach der Befruchtung enthalten.

Dagegen könnte man höchstens dann Etwas vorbringen, wenn man das Kernplasma der Samenzelle für etwas qualitativ Verschiedenes von dem der Eizelle hält. Gegen diese Ansicht habe ich mich oben schon gewandt und möchte jetzt noch einmal darauf zurückkommen. Schon vor einer Reihe von Jahren sprach ich die Ueberzeugung aus, dass „der physio-

¹⁾ Brooks, „The law of heredity“. Baltimore 1883, p. 73.

logische Werth von Samenzelle und Eizelle der gleiche sei, sie verhielten sich „wie 1:1“¹⁾). Valaoritis²⁾ hat mir darauf den Einwand gemacht, dass wenn man unter dem physiologischen Werth einer Zelle den Werth ihrer Leistungen verstehe, es nur eines kurzen Hinweises auf diese letzteren bedürfe, um zu zeigen, wie verschiedenwerthig tatsächlich ihre „Leistungsfähigkeit“ sei. „Ist es doch die Eizelle und nur diese, welche . . . die phylogenetischen Stadien des Mutterthiers mehr oder weniger vollständig durchlaufend sich zu einem ihm ähnlichen Wesen gestaltet. Und bedarf es auch allerdings in den meisten Fällen der Einwirkung des Spermatozoids, um jene Kräfte auszulösen, so beweisen doch die Fälle von Parthenogenesis, dass das Ei diese Einwirkung vollkommen entbehren kann.“ Dieser Einwand schien vollkommen berechtigt, so lange man in der Befruchtung noch „die Belebung des Keims“ sah, oder, wie ich es oben ausdrückte, in der Spermazelle den Funken, der die Explosion hervorruft, so lange man ferner die Keimsubstanz noch im Zellkörper erblickte. Jetzt können wir dem Eikörper kaum eine höhere Bedeutung zuschreiben, als die, der gemeinsame Nährboden für die bei der Befruchtung kopulirenden beiden Kerne zu sein. Diese selbst aber — wie Strasburger vollkommen in Uebereinstimmung mit mir sich ausdrückt —: „Spermakern und Eikern sind ihrer Natur nach nicht verschieden.“ Sie können es gar nicht sein, da sie ja beide aus Keimplasma derselben Species bestehen, und ein Gegensatz in ihrer eignen Substanz nicht enthalten sein kann, vielmehr nur ein so geringfügiger Unterschied, wie er den individuellen Verschiedenheiten der fertigen Individuen entspricht. Zwischen ihnen kann desshalb in der That an und für sich keine besondere Anziehung bestehen, und wenn wir sehen, dass Sperma- und Eizelle sich anziehen, wie das ja auf pflanzlichem und thierischem Gebiet erwiesen ist, so sind

¹⁾ Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 33, p. 107. 1873.

²⁾ Valaoritis, a. a. O. p. 6.

das sekundäre Erwerbungen, die keine andere Bedeutung haben, als die Geschlechtszellen einander zuzuführen, also Einrichtungen, die dem vibrirenden Schwanz des Spermatozoons, oder der Mikropyle des Eies gleich zu stellen sind, aber keine fundamentalen, in der Molekularstructur des Keimplasmas begründete Eigenschaften. Bei niedern Pflanzen hat Pfeffer den Nachweis erbracht, dass bestimmte chemische Reize vom Ei ausgehen und das Spermatozoon anziehen, und bei den Phanerogamen sind es nach Strasburger die Synergiden-Zellen in der Spitze des Embryosackes, welche eine Substanz aussondern, die die Fähigkeit besitzt, das Wachstum des Pollenschlauchs gegen den Embryosack hinzuleiten. Für die Thiere hat bis jetzt nur so viel festgestellt werden können, dass Spermatozoen und Eikörper sich gegenseitig anziehen, die ersteren finden das Ei und bohren sich durch seine Häute durch und das Plasma des Eikörpers kommt dem eindringenden Samenfaden entgegen (*cones d'exsudation*, Fol bei Seesternen), geräth auch wohl dabei in zuckende Bewegungen, wie dies beim Ei von *Petromyzon* der Fall ist. Hier muss also eine gegenseitige Reizung und Anziehung stattfinden. Auch zwischen den beiden copulirenden Kernen wird man vielleicht doch eine Anziehung annehmen müssen, da nicht recht abzusehen ist, wie das Cytoplasma allein sie zu einander führen sollte, wie Strasburger will. Es müsste denn sein, dass von dem specifischen Cytoplasma der Spermazelle ein Theil auch dann noch den Kern umhüllt, wenn er in den Eikörper bereits eingedrungen ist. Jedenfalls aber beruht die vermuthete Anziehung zwischen den copulirenden Kernen nicht auf der Molekularstructur ihres Keimplasmas, sondern auf irgend einem accessorischen Umstand, denn diese ist bei den beiden copulirenden Kernen die gleiche. Wenn es ausführbar wäre, in das Ei irgend einer Art, unmittelbar nach Umwandlung des Keimbläschens zum Eikern, den Eikern eines andern Eies künstlich hineinzubringen, so würden die beiden Kerne wahrscheinlich sich ebenso copuliren, wie wenn der befruchtete Spermakern ins Ei eingedrungen wäre, und

es würde damit der direkte Beweis geliefert sein, dass Ei- und Spermakern in der That gleich sind. Leider wird sich der Versuch wegen technischer Hindernisse schwerlich ausführen lassen¹⁾; einen theilweisen Ersatz dafür aber leistet die von Berthold festgestellte Thatsache, dass bei gewissen Algen (*Ectocarpus* und *Scytosiphon*) nicht nur eine weibliche, sondern auch eine männliche Parthenogenese vorkommt, indem zuweilen auch die männlichen Keimzellen allein sich „zu allerdings sehr schwächlichen Pflänzchen“ entwickeln können²⁾. Auch die Conjugation darf als Beweis für die Richtigkeit dieser Ansicht angesehen werden. Es kann wohl nicht mehr bezweifelt werden, dass sie die geschlechtliche Fortpflanzung der Einzelligen ist. Bei diesen nun, wie ja auch bei zahlreichen Algen, sind fast immer die beiden conjugirenden Zellen auch äusserlich gleich, und wir haben keinen Grund, anzunehmen, dass sie es nicht auch in ihrer Molekularstructur soweit seien, als überhaupt ein Individuum derselben Art dem andern gleich sein kann. Nun gibt es aber auch Formen mit entschiedner Differenzirung der sich copulirenden Zellen zu weiblichen und männlichen, und diese Formen sind mit jenen ersten durch Uebergänge verbunden. So copuliren sich z. B. die Zellen der *Volvocinen*-Gattung *Pandorina*, ohne dass wir im Stande wären, einen bestimmten Unterschied zwischen ihnen festzustellen, bei *Volvox*

¹⁾ Seither ist dieser Versuch, wenn auch in umgekehrtem Sinn, ausgeführt worden; nämlich Befruchtung eines künstlich seines Kernes beraubten Eies durch zwei Spermakerne. Vergl. Aufsatz XII. W. 1892.

²⁾ Ich citire nach Falkenberg in Schenk's Handbuch der Botanik Bd. II, p. 219, wo es dann weiter heisst: „Es sind dies die einzigen bisher bekannten Beispiele, dass ausgesprochen männliche Sexualzellen, welche den Befruchtungsprocess nicht haben ausführen können, sich als fortbildungsfähig erweisen.“ Aeusserlich unterscheiden sich übrigens die beiderlei Keimzellen noch nicht, wohl aber dadurch, dass die weiblichen sich festsetzen und die eine Geissel einziehen, während die männlichen fortgesetzt umherschwärmen. Aber auch dieser Grad der Differenzirung verlangt schon die Annahme einer inneren, molekularen Verschiedenheit.

aber werden grosse Eizellen und winzige Zoospermien gebildet. Wenn wir nun annehmen müssen, dass die Conjugation zweier völlig gleichen Infusorien denselben physiologischen Erfolg hat, wie die Vereinigung zweier Geschlechtszellen höherer Thiere oder Pflanzen, so werden wir der Annahme nicht entgehen können, dass das Wesentliche des Vorgangs schon in jenen völlig gleichen Infusorien gegeben war, dass also die Unterschiede, welche bei *Pandorina* vielleicht schon angedeutet, bei *Volvox* und bei allen höheren Thieren und Pflanzen scharf ausgesprochen vorhanden sind, nicht das Wesen des Vorgangs betreffen, sondern von secundärer Bedeutung sind. Fasst man vollends die ausserordentlich verschiedenartige Ausbildung der beiderlei Geschlechtszellen nach Grösse, Gestalt, Hüllen, Beweglichkeit und schliesslich nach ihrem numerischen Auftreten ins Auge, so bleibt gar kein Zweifel, dass wir es hier lediglich mit Einrichtungen zu thun haben, die das Zusammentreffen der beiderlei Copulationszellen sichern sollen, Anpassungen der Art an die bestimmten Bedingungen, unter welchen bei ihr die Befruchtung sich vollziehen muss.

NACHSCHRIFT.

Da es zur Beurtheilung der in dieser Schrift dargelegten Ansichten von Bedeutung ist, zu wissen, ob bei Eiern, welche sich parthenogenetisch entwickeln, ein Richtungskörperchen ausgestossen wird, oder nicht, so möchte ich hier noch kurz mittheilen, dass es mir neuerdings gelungen ist, die Bildung eines Richtungskörperchens von deutlich zelligem Bau bei den Sommereiern von Daphniden nachzuweisen. Genauere Angaben darüber sollen an einem andern Ort nachfolgen.

22. Juni 1885.

Der Verfasser.



DIE BEDEUTUNG
DER
SEXUELLEN FORTPFLANZUNG
FÜR DIE
SELECTIONS-THEORIE.

JENA 1886.

V O R W O R T.

Ein grosser Theil des Inhalts der vorliegenden Schrift wurde in der ersten allgemeinen Sitzung der deutschen Naturforscher-Versammlung zu Strassburg am 18. September 1885 vorgetragen und findet sich in den Verhandlungen der 58. Naturforscher-Versammlung abgedruckt.

Die Form des Vortrags ist auch in der jetzt vorliegenden Ausgabe beibehalten worden, der Inhalt aber hat manche Erweiterung erfahren. Ausser vielen kleineren und einigen grösseren Einschaltungen in den Text folgen am Schluss der Rede noch sechs „Zusätze“, bestimmt, einzelne Punkte eingehender zu begründen und besser auszuführen, als dies in dem Vortrag selbst geschehen konnte, wo öfters bloss Andeutungen genügen mussten. Es schien mir dies um so nothwendiger, als manche der Anschauungen und Vorstellungen, auf denen die Rede fusst, wenn sie auch in früheren Schriften schon von mir dargelegt sind, doch nicht als Allen bekannt und geläufig betrachtet werden durften. So vor Allem der Begriff der „erworbenen“ Eigenschaften, der, wie es scheint, besonders in medicinischen Kreisen leicht zusammengeworfen wird mit dem viel weiteren Begriff der neu aufgetretenen Eigenschaften überhaupt. Nur solche neu auftretende Charaktere können als erworbene bezeichnet werden, welche äusseren Einflüssen den Ursprung verdanken, nicht aber solche, die auf dem geheimnissvollen Zusammenwirken der verschiedenen Vererbungstendenzen

beruhen, wie sie im befruchteten Keim zusammentreffen. Diese Letzteren sind nicht erworben, sondern ererbt, wenn auch die Vorfahren sie selbst noch nicht besessen haben, sondern nur gewissermaassen die einzelnen Elemente, aus denen sie sich zusammensetzen. Diese Art von neu auftretenden Charakteren gestattet fürs Erste noch keine genauere Analyse; wir müssen uns damit begnügen zu konstatiren, dass sie vorkommen; die erworbenen Eigenschaften aber sind für die Theorie der Vererbung von entscheidender Bedeutung und damit auch zugleich für die Mechanik der Artumwandlung. Wer mit mir der Ansicht ist, dass erworbene Charaktere nicht auf die Nachkommen übertragen werden, der wird sich auch genöthigt sehen, den Selectionsprocessen ein noch weit grösseres Feld bei der Artumwandlung einzuräumen, als bisher, denn der verändernde Einfluss äusserer Einwirkungen kann dann in einer überaus grossen Zahl von Fällen keinen Antheil an der Artumwandlung haben, da er auf das Individuum beschränkt bleibt. Derselbe wird sich aber auch weiter veranlasst sehen, seine bisherige Vorstellung von der Entstehung der Variabilität der Individuen aufzugeben und nach einer neuen Quelle dieser Erscheinung zu suchen, ohne welche auch Selectionsprocesse nicht vor sich gehen können.

Diese Quelle nachzuweisen habe ich hier versucht.

Freiburg i. Br., 22. November 1885.

Der Verfasser.

INHALTSÜBERSICHT.

	Seite
Ist das Selectionsprincip unentbehrlich?	310
Nägeli's innere Ursachen der Transformationen . . .	311
Bestimmte Entwicklungsbahnen sind auch ohne ein selbst- veränderliches Idioplasma möglich	314
Entscheidende Bedeutung der „Anpassungen“	315
Beispiel der Wale	317
Die Transformationen erfolgen in kleinsten Schritten	322
Grundlage derselben ist die individuelle Variation . . .	323
Schwierigkeit der Herleitungen der Variabilität auf Grundlage der Annahme einer Continuität des Keimplasmas . . .	323
Bisherige Herleitung	325
Nichtvererbung erworbener Charaktere	326
Nägeli's und Alexis Jordan's Versuche	327
Schwerveränderlichkeit des Keimplasmas	329
In der sexuellen Fortpflanzung liegt die Quelle der indivi- duellen Variation	331
Selectionsprozesse fallen weg bei ungeschlechtlicher Ver- mehrung	334
Ursprung der Variabilität bei den Einzelligen	338
Combinatorische Wirkung der sexuellen Fortpflanzung . . .	340
E. van Beneden's und V. Hensen's Auffassung der sexuellen Fortpflanzung als „Verjüngungsprocess“ . . .	343
Theoretische Bedenken dagegen	344
Ursprüngliche Bedeutung der Conjugation	349
Erhaltung der sexuellen Fortpflanzung durch Vererbung .	351
Verlust derselben aus Zweckmässigkeitsgründen bei der Par- thenogenese	353

Parthenogenese bedingt Unvermögen zu weiterer Transformation	Seite 354
Sie schliesst Panmixie aus und verhindert damit das Rudi- mentärwerden nichtgebrauchter Organe	357
Schlussbetrachtung	360

Z u s ä t z e.

1. Ein Beweis gegen die Umwandlung aus inneren Gründen	363
2. Nägeli's Erklärung der Anpassungen	365
3. Anpassungen bei Pflanzen	373
4. Ueber die behauptete Vererbung erworbener Veränderungen	374
Die Brown-Séguard'schen Versuche an Meer- schweinchen	379
Ein scheinbarer Fall von Vererbung erworbener Eigenschaften	383
5. Zur Entstehung der Jungfernzeugung	387
6. Die Vererbungstheorie von W. K. Brooks	393





In dem Vierteljahrhundert, welches verflossen ist, seitdem die Biologie sich allgemeinen Problemen wieder zugewandt hat, ist durch die vereinte Arbeit zahlreicher Forscher wenigstens doch der eine Hauptpunkt zur Klarheit gebracht worden, dass die einzige, wissenschaftlich mögliche Hypothese über die Entstehung der organischen Welt die Descendenz-Hypothese ist, die Vorstellung einer Entwicklung der Organismenwelt. Nicht nur gewinnen zahlreiche Thatsachen erst in ihrem Licht Sinn und Bedeutung, nicht nur fügt sich unter ihrem Einfluss Alles, was bis jetzt an Thatsachen vorliegt, zu einem harmonischen Gesamtbild zusammen, sondern auf einzelnen Gebieten hat sie sogar jetzt schon das Höchste geleistet, was von einer Theorie überhaupt erwartet werden kann; sie hat es möglich gemacht, Thatsachen vorauszusagen, nicht mit der absoluten Sicherheit der Rechnung, aber doch immerhin mit einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit. Man hat es vorausgesehen, dass der Mensch, der im erwachsenen Zustand bekanntlich nur 12 Rippen besitzt, im embryonalen deren 13—14 haben würde; man hat es vorausgesehen, dass er in derselben frühesten Periode seiner Existenz den unscheinbaren Rest eines kleinen Knöchelchens in seiner Handwurzel haben würde, das sogenannte Os centrale, das seine weit in grauer Vorzeit zurückliegenden Ahnen in erwachsenem Zustande besessen haben müssen. Beide Voraussagen trafen ein, ähnlich wie seiner Zeit der Planet Neptun

entdeckt wurde, nachdem man seine Existenz aus den Störungen in der Bahn des Saturn vorausgesagt hatte.

Dass die heutigen Arten von anderen, jetzt meist ausgestorbenen abstammen; dass sie nicht selbstständig entstanden sind, sondern sich aus andern entwickelt haben, und dass im Allgemeinen diese Entwicklung in der Richtung vom Einfacheren zum Verwickelteren stattgefunden hat, das dürfen wir mit derselben Bestimmtheit behaupten, mit welcher die Astronomie behauptet, die Erde bewege sich um die Sonne, denn für die Gültigkeit eines Schlusses ist es gleichgültig, ob er durch Rechnung, oder sonstwie gefunden wird.

Wenn ich diesen Satz so bestimmt hinstelle, so thue ich es nicht, weil ich etwa glaube, Ihnen damit etwas Neues zu sagen, auch nicht, weil ich glaube, eine etwa noch vorhandene Opposition bekämpfen zu müssen, sondern vielmehr desshalb, weil ich zuerst den sicheren Boden bezeichnen möchte, auf dem wir stehen, ehe ich dazu übergehe, das viele noch Unsichere ins Auge zu fassen, welches sich zeigt, sobald man von dem „dass“ zu dem „wie“ weiter fortgeht, sobald man von dem Satz: „die Organismenwelt ist durch Entwicklung entstanden“, zu der Frage kommt: „wie aber ist dies geschehen, durch welche Kräfte, durch welche Mittel, unter welchen Umständen?“

Hier ist noch nichts weniger, als Sicherheit; hier stehen sich noch widerstreitende Meinungen entgegen; aber hier ist auch das Gebiet für die weitere Forschung, das unbekannte Land, in welches einzudringen ist.

Ganz unbekannt freilich ist es nicht, und wenn ich nicht irre, so hat der moderne Wiedererwecker der so lange in tiefem Schlaf begrabenen Descendenzhypothese, Ch. Darwin, bereits eine Skizze dieses Gebietes geliefert, die als Grundlage für die spätere vollständige Karte sehr wohl dienen kann, wenn auch vielleicht noch gar Manches hinzuzufügen, auch Manches wieder wegzunehmen sein wird. Ich meine: Darwin hat in dem Selectionsprincip den Weg ge-

zeigt, auf welchem wir in das unbekannte Land eindringen können.

Nicht Alle aber unter uns sind dieser Ansicht, und erst kürzlich hat Karl Nägeli¹⁾, der hochverdiente Botaniker, seine Zweifel an der Tragweite des Selectionsprincips energisch zum Ausdruck gebracht. Ihm scheint das Zusammenwirken der äusseren Lebensbedingungen mit den bekannten Kräften der Organismen: Vererbung und Variabilität nicht zu genügen, um den „gesetzmässigen“ Gang in der Entwicklung der Organismenwelt zu erklären; ihm ist das Selectionsprincip höchstens ein Hülfsprincip, das Vorhandenes annimmt oder verwirft, das aber nicht im Stande ist, selbst Neues zu schaffen. Er sucht die Ursache der Umwandlungen im Inneren der Organismen allein, indem er in sie eine Kraft verlegt, die es mit sich bringt, dass periodische Umwandlungen der Arten eintreten. Er denkt sich die Organismenwelt als Ganzes in ähnlicher Weise entstanden, wie das einzelne Individuum.

Wie aus einem Samenkorn eine bestimmte Pflanze hervorwächst, in Folge der Beschaffenheit dieses Samenkorns, und wie dabei zwar gewisse äussere Bedingungen erfüllt sein müssen — Licht, Wärme, Feuchtigkeit u. s. w. —, damit die Entwicklung eintrete, ohne aber für die Art und Weise derselben bestimmend zu sein, so soll auch aus den ersten und niedersten Anfängen des Lebens auf unserer Erde allmählig der ganze Baum der Organismenwelt mit innerer Nothwendigkeit hervorgewachsen sein, unabhängig im Grossen und Ganzen seiner Gestaltung von den äusseren Einflüssen. In der lebenden Substanz selbst, in ihrer Molekular-structur soll die Ursache liegen, dass sie sich von Zeit zu Zeit, d. h. im Laufe ihres säcularen Wachsthums, verändert und sich zu neuen Arten umprägt.

Nicht ohne aufrichtige Bewunderung und wahren Genuss

¹⁾ C. Nägeli, „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre“. München und Leipzig 1884.

kann man die Darlegung lesen, in denen Nägeli gewissermaassen das Facit seines arbeit- und erfolgreichen Lebens in Bezug auf die grosse Frage der Entwicklung der organischen Welt zieht. Aber so viel Freude man auch an dem, wie ein Kunstwerk, phantasievoll entworfenen und scharfsinnig ausgeführten theoretischen Gebäude empfindet, soviel Anregung man daraus schöpft, und so überzeugt man ist, dass es Fortschritt in sich birgt und die Schwelle bildet, über die wir zu mancher tieferen Erkenntniss gelangen werden — in der Grundanschauung ist man doch ausser Stande, beizustimmen, und ich glaube, es wird nicht nur mir allein so gehen, sondern — auf zoologischem Gebiete wenigstens — wird es Wenige geben, die sich Nägeli in seiner Grundanschauung anschliessen können.

Es ist nicht meine Absicht, heute meine abweichende Meinung im Speciellen zu begründen, aber der eigentliche Gegenstand dieser Abhandlung nöthigt mich, wenigstens kurz meine Stellung Nägeli gegenüber zu bezeichnen und zu motiviren, warum mir auch heute noch eine innere treibende, d. h. active Umwandlungskraft oder -Ursache nicht annehmbar scheint, und warum ich an der Selectionstheorie festhalten muss.

Die Theorie einer solchen phyletischen Umwandlungskraft (1) hat meiner Ansicht nach den grössten Mangel, den eine Theorie überhaupt haben kann: sie erklärt die Erscheinungen nicht! und nicht etwa in dem Sinn, dass sie zur Zeit noch nicht im Stande wäre, diese oder jene mehr untergeordnete Erscheinung verständlich zu machen — nein! sie lässt gerade die überwältigende Masse der Thatsachen völlig unerklärt; sie hat keine Erklärung für die Zweckmässigkeit der Organismen! Und diese ist doch grade das Haupträthsel, welches uns die organische Welt zu lösen aufgibt! Dass die Arten sich von Zeit zu Zeit in neue umwandeln, das liesse sich ja allenfalls auch durch eine innere Umwandlungskraft verstehen; dass sie sich aber grade in der Weise umwandeln, wie es für die neuen Bedingungen, unter denen sie zu existiren haben,

zweckmässig ist, das bleibt dabei völlig unverständlich. Oder sollen wir Nägeli's Behauptung, der Organismus besitze die Fähigkeit, sich auf irgend einen äusseren Reiz zweck-entsprechend umzugestalten, für eine Erklärung gelten lassen? (2).

Diesem fundamentalen Mangel gegenüber kommt es kaum noch in Betracht, dass doch auch irgend ein Beweis für die Grundlage der Theorie, für die Existenz einer inneren Umwandlungsursache vollständig fehlt.

In genialer Weise hat Nägeli seinen bedeutungsvollen Begriff des Idioplasmas construiert. Derselbe ist sicherlich eine wichtige Errungenschaft und wird Dauer haben, wenn auch nicht in der speciellen Ausführung, welche ihm sein Erfinder gegeben hat. Ist aber eben diese specielle Ausführung, ist die scharfsinnig ausgedachte Darstellung, welche von der feinsten Molekularstructur dieses hypothetischen Lebensträgers gegeben wird, etwas mehr, als reine Hypothese? Könnte dieses Idioplasma nicht auch in Wirklichkeit ganz anders gebaut sein, als Nägeli meint, und können Schlüsse, die aus dieser vermeintlichen Structur gezogen werden, irgend etwas beweisen? Wenn wirklich aus der Structur dieses Idioplasmas mit Nothwendigkeit hervorginge, dass es sich im Laufe der Zeiten verändern muss, so thut es dies doch nur deshalb, weil Nägeli es von vornherein darauf eingerichtet hat! Niemand wird zweifeln, dass sich auch eine Idioplasma-Structur ausdenken liesse, bei der eine Abänderung von innen heraus ganz unmöglich wäre.

Mag es aber auch theoretisch möglich sein, eine solche Substanz auszudenken, deren physische Natur es mit sich bringt, dass sie sich durch blosses Wachsthum in bestimmter Weise verändert, in jedem Fall wären wir zu ihrer Annahme und damit zur Annahme eines neuen, völlig unbekannten Princip's nur dann berechtigt, wenn erwiesen wäre, dass wir mit den bekannten Kräften zur Erklärung der Erscheinungen nicht ausreichen.

Dass aber dieser Beweis erbracht wäre, wer möchte das

behaupten? Wohl wird stets wieder von Neuem auf die Regelmässigkeit und Gesetzmässigkeit hingewiesen, welche besonders in der phyletischen Entwicklung des Pflanzenreichs hervortrete, auf das Ueberwiegen und die grosse Beharrlichkeit der sog. rein morphologischen Charaktere bei den Pflanzen. Aber wenn nun auch aus der natürlichen Gruppenbildung des Pflanzen- und nicht minder des Thierreichs unzweifelhaft hervorgeht, dass die Organismenwelt in ihrer Entfaltung sehr häufig längere oder kürzere Zeiträume hindurch bestimmte Entwicklungsrichtungen einhält, zwingt denn das schon zur Annahme unbekannter innerer Kräfte, die diese Richtung bestimmen?

Ich habe schon vor vielen Jahren zu zeigen versucht¹⁾ — und zwar damals gegen Darwin — dass die Constitution eines Organismus, die physische Natur einer jeden Art einen beschränkenden Einfluss auf seine Veränderungsfähigkeit ausüben muss. Es kann nicht eine bestimmte Art sich in jede denkbare neue Art umwandeln; ein Käfer kann nicht zu einem neuen Wirbelthiere werden, nicht einmal zu einer Heuschrecke, oder einem Schmetterling, sondern zunächst nur zu einer neuen Käferart und zwar nur zu einer Käferart derselben Familie und derselben Gattung. Das Neue kann nur an das schon Gegebene anknüpfen, und allein darin liegt schon die Nothwendigkeit, dass bestimmte Richtungen der phyletischen Entwicklung eingehalten werden.

Ich begreife vollkommen, dass es dem Botaniker näher liegt, als dem Zoologen, zu innern Entwicklungskräften seine Zuflucht zu nehmen; die Beziehungen der Form zur Function, die Anpassung des Organismus an die innern und äussern Lebensbedingungen treten bei den Pflanzen weniger hervor, fallen weniger in's Auge, ja sind oft nur mit grossem Aufwand von Beobachtung und Scharfsinn überhaupt aufzudecken. Die Versuchung liegt deshalb näher, Alles von innern beherr-

¹⁾ „Ueber die Berechtigung der Darwin'schen Theorie.“ Leipzig 1868, p. 27.

schenden Ursachen abhängig zu denken. Nägeli fasst dies nun freilich grade umgekehrt auf; er meint, bei den Pflanzen trete grade die eigentliche, tiefere Ursache der Umwandlungen zu Tage, die bei den Thieren durch die Anpassungen mehr verschleiert werde¹⁾. Aber ist es wirklich ein ausreichender Grund zu dieser Auffassung, dass man viele Charaktere der Pflanzen noch nicht als Anpassung zu erkennen vermag? Wie sehr ist doch die Zahl der vermeintlichen „morphologischen“ Merkmale der Pflanzen in diesen letzten zwei Jahrzehnten zusammengeschmolzen! In wie ganz anderm Licht erscheinen heute die oft so sonderbaren und scheinbar so willkürlichen Formen und Farben der Blumen, seitdem die alte Entdeckung Sprengel's durch Darwin's Untersuchungen zur Geltung gebracht und durch Hermann Müller in bewunderungswürdiger Weise weitergeführt wurde! Und nun hat sich auch der früher für ganz bedeutungslos gehaltene Aderverlauf der Blätter unter der scharfsichtigen Analyse von Julius Sachs als biologisch höchst bedeutungsvoll herausgestellt (3). Und wir stehen doch noch nicht am Ende der Forschung, und es lässt sich nicht absehen, warum wir nicht dereinst auch noch dahin kommen sollten, die heute noch unverständlichen Charaktere als durch ihre Function bedingt verstehen zu lernen!

Jedenfalls kann der Thier-Biologe gar nicht genug betonen, wie genau und wie bis in's Kleinste hinein Form und Function zusammenhängen, wie vollkommen beherrschend die Anpassung an bestimmte Lebensbedingungen sich im thierischen Körper geltend macht. Da ist nichts Gleichgültiges, Nichts, was auch anders sein könnte; jedes Organ, ja jede Zelle und jeder Zelltheil ist gewissermaassen abgestimmt auf die Rolle, welche er der Aussenwelt gegenüber zu übernehmen hat.

Gewiss sind wir nicht im Stande, bei irgend einer Art alle diese Anpassungen nachzuweisen, aber wo immer es

¹⁾ a. a. O. Vorwort, p. VI.

uns auch gelingt, die Bedeutung eines Structurverhältnisses zu ergründen, entpuppt es sich immer wieder als eine Anpassung, und wer je es versucht hat, den Bau irgend einer Art eingehend zu studiren und sich Rechenschaft zu geben von der Beziehung seiner Theile zur Function des Ganzen, der wird sehr geneigt sein, mit mir zu sagen: es beruht Alles auf Anpassung; es gibt keinen Theil des Körpers, und sei es der kleinste und unbedeutendste, überhaupt kein Structurverhältniss, das nicht entstanden wäre unter dem Einfluss der Lebensbedingungen, sei es bei der betreffenden Art selbst, sei es bei ihren Vorfahren; keines, das nicht diesen Lebensbedingungen entspräche, wie das Flussbett dem in ihm strömenden Fluss.

Das sind Ueberzeugungen — ich gebe es zu —, keine absoluten Beweise, denn bis jetzt sind wir eben nicht im Stande, irgend eine Art so zu durchschauen, dass wir Wesen und Bedeutung aller ihrer Theile in allen ihren Beziehungen nachweisen könnten, und sind noch viel weniger im Stande, in jedem einzelnen Fall in die Geschichte der Vorfahren hinabzusteigen und die Entstehung solcher Bauverhältnisse zu eruiren, deren Vorhandensein bei den Nachkommen in erster Linie auf Vererbung beruht. Aber es liegt doch bereits ein recht beachtenswerther Anfang eines Inductionsbeweises vor, denn die Zahl der nachweisbaren Anpassungen ist jetzt schon eine überaus grosse, und sie mehrt sich mit jedem Tage. Wenn nun aber der Organismus überhaupt nur aus Anpassungen auf Grundlage der Constitution der Vorfahren besteht, dann ist nicht abzusehen, was noch zu thun übrig bliebe für eine phyletische Kraft, mag man sie sich auch in der verfeinerten Form des Nägeli'schen selbstveränderlichen Idioplasmas vorstellen.

Vielleicht ist es nicht nutzlos, meine Ansicht an einem bestimmten Beispiel anschaulich zu machen. Ich wähle eine bekannte Thiergruppe: die Wale oder Walfische. Es sind Säugethiere und zwar placentale Säuger, welche aller Wahr-

scheinlichkeit nach zur Sekundärzeit durch Anpassung an das Wasserleben aus Landsäugethieren hervorgingen.

Alles nun, was für sie charakteristisch ist, was sie von den übrigen Säugethieren scheidet, beruht auf Anpassung, auf Anpassung an das Wasserleben. Ihre Arme sind zu steifen, nur noch im Schultergelenk beweglichen Flossen umgewandelt; auf ihrem Rücken, an ihrem Schwanz breitet sich ein Hautkamm aus, ähnlich der Rücken- und Schwanzflosse der Fische; ihr Gehör ist ohne Ohrmuschel und ohne lufthaltigen äussern Gehörgang; die Schallwellen kommen nicht durch den äussern Gehörgang zum mittleren und von diesem zum eigentlich percipirenden innern Ohr, sondern sie gehen direkt durch die besonders dazu eingerichteten lufthaltigen Kopfknochen zur Paukenhöhle und von hier durch das runde Fenster zum Labyrinthwasser der Schnecke, eine Einrichtung, die man dem Luftgehör der übrigen Säugethiere gegenüber als Wassergehör bezeichnen könnte. Auch die Nase zeigt Besonderheiten; sie öffnet sich nicht vorn an der Schnauze, sondern oben an der Stirn, so dass das luftbedürftige Thier auch im sturmbewegten Meer athmen kann, sobald es an die Oberfläche emportaucht. Der ganze Körper hat sich in die Länge gestreckt, ist spindelförmig, fischähnlich geworden, geschickt zum raschen Durchschneiden des flüssigen Elements. Bei keinem andern Säugethier, die ebenfalls fischähnlichen Sirenen ausgenommen, fehlen die hintern Extremitäten, die Beine; bei den Walen aber sind sie wie bei den Sirenen durch den mächtig entwickelten Ruderschwanz überflüssig geworden, sind rudimentär geworden und stecken jetzt tief im Fleisch des Thieres verborgen als eine Reihe kleiner Knochen und Muskeln, die noch den ursprünglichen Bau des Beines bei einzelnen Arten erkennen lassen. Aus demselben Grund, weil es überflüssig war, ist das den Säugethieren zukommende Haarkleid geschwunden; die Wale brauchen es nicht mehr, weil eine dicke Specklage unter der Haut ihnen einen noch besseren Wärmeschutz verleiht. Diese aber wiederum war nothwendig, um ihr speci-

fisches Gewicht herabzusetzen und dem des Seewassers gleich zu machen. Sehen wir uns den Bau des Schädels an, so zeigt auch dieser eine ganze Reihe von Eigenthümlichkeiten, die alle direkt oder indirekt mit der Lebensweise zusammenhängen. Bei den Bartenwalen fällt besonders die ungeheure Grösse des Gesichtstheils des Schädels auf, die ganz enormen Kiefer, welche einen ungeheuren Rachen umschliessen. Ist vielleicht diese so sehr charakteristische Bildung ein Ausfluss jener innern Bildungskraft, jener innern selbstständigen Umwandlungen des Idioplasmas? Keineswegs! Denn es lässt sich leicht zeigen, dass sie auf Anpassung an ganz eigenthümliche Ernährungsweise beruht. — Zähne fehlen, sie sind nur noch als Zahnkeime beim Embryo vorhanden, eine Reminiscenz an die bezahnten Ahnen; von der Decke der Mundhöhle aber hängen grosse Platten von Fischbein senkrecht herab, an den Enden in Fransen zerschlissen. Diese Wale leben von kleinen, etwa zolllangen Weichthieren, welche in zahllosen Schaaren im Meer umherschwimmen oder -treiben. Um nun von so winzigen Bissen leben zu können, ist es unerlässlich, dass die Thiere sie in kolossaler Menge bekommen können, und dies wird erreicht durch den ungeheuren Rachen, der grosse Wassermassen auf einmal aufnehmen und durch die Barten durchseihen kann; das Wasser läuft ab, die kleinen Weichthiere aber bleiben im Rachen zurück. Soll ich nun noch hinzufügen, dass auch die inneren Organe, soweit wir ihre Funktion im Genaueren verstehen, und insofern sie abweichen vom Bau der andern Säuger, direkt oder indirekt durch die Anpassung an das Wasserleben verändert sind? Dass sehr eigenthümliche Einrichtungen an der inneren Nase und dem Kehlkopf vorhanden sind, die gleichzeitiges Athmen und Schlucken ermöglichen; dass die Lungen von ungewöhnlicher Länge sind, und dadurch dem Wal die horizontale Lage im Wasser geben, ohne dass Muskelanstrengung stattzufinden braucht; dass das Zwerchfell in Folge dieser Länge der Lungen beinahe horizontal liegt; dass

gewisse Einrichtungen an den Blutgefäßen getroffen sind, die dem Thier das lange Tauchen gestatten u. s. w.?

Und nun wiederhole ich meine vorhin gestellte Frage in Bezug auf diesen speciellen Fall: Wenn Alles, was an den Thieren Charakteristisches ist, auf Anpassung beruht, was bleibt dann noch übrig für die Thätigkeit einer inneren Entwicklungskraft? Oder was bleibt noch vom Walfisch übrig, wenn man die Anpassungen hinwegnimmt? Nichts als das allgemeine Schema eines Säugethiers; dieses aber war schon vor der Entstehung der Wale in ihren Vorfahren gegeben, die bereits Säugethiere gewesen sein müssen. Wenn aber das, was die Wale zu Walen macht, durch Anpassung entstanden ist, dann hat also die innere Entwicklungskraft keinen Antheil an der Entstehung dieser Gruppe von Thieren.

Und doch soll diese Kraft der Hauptfaktor der Transmutationen sein, und Nägeli sagt ganz ausdrücklich, dass das Thier- und Pflanzenreich ungefähr so, wie es thatsächlich ist, auch dann geworden sein würde, wenn es auf der Erde gar keine Anpassung an neue Verhältnisse und keine Concurrrenz im Kampf ums Dasein gäbe (a. a. O. p. 117 u. p. 286).

Aber gesetzt auch, es sei nicht bloß ein Verzicht auf eine Erklärung, sondern eine Erklärung selbst, wenn man sagt, ein Organismus, dessen charakteristische Eigenthümlichkeiten alle auf Anpassung beruhen, sei durch innere Entwicklungskraft ins Dasein gerufen worden, so bliebe doch immer noch unbegreiflich, wie es kommt, dass dieser für ganz bestimmte Lebensbedingungen berechnete und unter anderen Bedingungen gar nicht existenzfähige Organismus grade an der Stelle der Erde auftrat und zu der Zeit der Erdentwicklung, welche die geeigneten Existenzbedingungen darbot. Wie ich schon früher einmal sagte: Die Anhänger einer innern Entwicklungskraft sind genöthigt, eine Hülfshypothese zu erfinden, eine Art von prästabilirter Harmonie, welche es mit sich bringt,

dass die Veränderungen der Organismenwelt Schritt für Schritt parallel gehen den Veränderungen der Erdrinde und der Lebensbedingungen, sowie nach Leibnitz Körper und Geist, obgleich unabhängig von einander, doch vollkommen parallel gehen, wie zwei gleichgehende Chronometer. Und selbst mit einer solchen Annahme käme man nicht aus, weil eben nicht bloß die Zeit, sondern auch der Ort in Betracht kommt, und weil es einem Walfisch nichts nützt, wenn er auf dem Trocknen entsteht. Und wie unzählige Fälle kennen wir nicht, in denen eine Art ausschliesslich einem ganz bestimmten Fleckchen der Erde genau angepasst ist und nirgends anders gedeihen könnte! Denken Sie nur an die Fälle von Nachäffung, in welchen ein Insekt das andere copirt und dadurch Schutz erhält, oder an die schützende Nachahmung einer bestimmten Baumrinde, eines bestimmten Blattes, oder an die oft so wunderbaren Anpassungen an ganz bestimmte Theile eines ganz bestimmten Wirthes bei den parasitisch lebenden Thieren!

Solche Arten können sich an keiner anderen Stelle gebildet haben, als an der, an welcher sie allein leben können; sie können nicht entstanden sein durch eine innere Umwandlungskraft! Wenn aber einzelne Arten, und zwar ganze Ordnungen, wie die der Wale, unabhängig von ihr entstanden sein müssen, dann dürfen wir kühn behaupten: eine solche Kraft existirt überhaupt nicht; wir haben weder einen Grund, noch ein Recht zu ihrer Annahme.

So wird es denn gerechtfertigt erscheinen, wenn wir den Versuch Darwin's fortführen, auf die Annahme unbekannter Kräfte verzichtend, die Umwandlungen der Organismen aus den bekannten Kräften und Erscheinungen abzuleiten. Ich sage: fortführen, weil ich nicht glaube, dass unsere Erkenntniss mit Darwin nach dieser Richtung hin abgeschlossen ist, ja weil es mir scheint, dass wir inzwischen zu Vorstellungen gekommen sind, die unverträglich sind mit wichtigen Punkten seiner Auffassung, die somit eine Aenderung derselben nöthig machen.

Die Selectionstheorie lässt neue Arten daraus hervorgehen, dass von Zeit zu Zeit veränderte Lebensbedingungen eintreten, welche neue Ansprüche an den Organismus stellen, falls er ihnen auf die Dauer Stand halten soll, und dass in Folge dessen Selectionsprozesse einsetzen, welche bewirken, dass unter den vorhandenen Variationen alle diejenigen erhalten bleiben, welche den veränderten Lebensbedingungen am meisten entsprechen. Durch stete Auswahl in der gleichen Richtung häufen sich die anfangs noch unbedeutenden Abweichungen und steigern sich zu Artunterschieden.

Dabei möchte ich schärfer, als es Darwin gethan hat, betonen, dass die Veränderungen der Lebensbedingungen sowohl als die des Organismus in kleinsten Schritten erfolgen müssen, langsam, und zwar so, dass in keinem Augenblick des ganzen Umwandlungsvorgangs die Art den Lebensbedingungen nicht genügend angepasst bliebe. Die plötzliche, sprungweise Umwandlung ist nicht denkbar, weil sie die Art existenzunfähig machen müsste. Wenn die gesammte Organisation eines Thieres auf Anpassung beruht, wenn der Thierkörper gewissermaassen eine ungemein complicirte Combination von alten und neuen Anpassungen ist, dann würde es doch ein höchst wunderbarer Zufall sein, wenn bei einer plötzlichen Abänderung zahlreicher Körpertheile diese alle grade so abänderten, dass sie zusammen wieder ein Ganzes bildeten, welches mit den veränderten äusseren Bedingungen genau stimmt. Diejenigen, welche eine sprungweise Umwandlung annehmen, übersehen dabei, wie genau Alles an einem thierischen Organismus auf die Existenzfähigkeit der Art berechnet ist, wie es grade dazu ausreicht, nicht aber darüber hinaus, und wie die kleinste Veränderung des unscheinbarsten Organs genügen kann, um Existenzunfähigkeit der Art herbeizuführen.

Man wird mir vielleicht einwerfen, dass dies bei Pflanzen anders sei, wie die verschiedenen amerikanischen Unkräuter bewiesen, die in Europa sich ausgebreitet haben, oder die europäischen Pflanzen, die in Australien heimisch geworden

sind. Man könnte auch Bezug nehmen auf jene Pflanzen, welche zur Eiszeit die Ebene bewohnten, später aber theils auf die Alpen, theils in den hohen Norden gewandert sind und die trotz des langen Aufenthalts unter so — wie es scheint — ganz verschiedenen Existenzbedingungen sich dennoch gleichgeblieben sind. Aehnliche Beispiele gibt es auch auf thierischem Gebiet. Das Kaninchen, welches vor 400 Jahren ein Matrose auf der afrikanischen Insel Porto-Santo aussetzte, hat sich dort in zahlreichen Nachkommen festgesetzt; die europäischen Frösche, welche man nach Madeira brachte, haben sich dort bis zu einer förmlichen Landplage vermehrt, und der europäische Sperling gedeiht heute in Australien so gut wie bei uns. Aber beweist dies, dass es auf die Anpassung an die Lebensbedingungen nicht so genau ankommt? dass ein Organismus, der für ein bestimmtes Wohngebiet angepasst ist, auch unter andern Existenzbedingungen existenzfähig bleibt? Es beweist meines Erachtens nichts Anderes, als dass die betreffenden Arten in jenen fremden Ländern dieselben Lebensbedingungen vorfanden, wie zu Hause, oder doch solche, denen sich ihr Organismus unterwerfen konnte, ohne sich zu ändern. Nicht jede Verschiedenheit eines Wohngebietes setzt auch schon für jede Pflanze oder Thierart veränderte Bedingungen. Das Kaninchen von Porto-Santo nährt sich gewiss von andern Kräutern als seine wilden Verwandten in Deutschland, aber das bedeutet für die Art keine Veränderung der Lebensbedingungen, denn beide bekommen ihm gleich gut.

Nehmen Sie aber dem wilden Kaninchen, wie es in Europa noch vorkommt, nur ein Minimum von seiner Scheuheit oder seiner Scharfsinnigkeit, oder seinem feinen Gehör oder Geruch, oder geben Sie ihm eine andere als seine natürliche Körperfärbung, so wird es als Art nicht mehr existenzfähig sein und wird durch seine Feinde ausgerottet werden. Sehr wahrscheinlich würde dieselbe Folge eintreten, wenn Sie im Stande wären, irgend eine Veränderung an inneren Organen, der Lunge, der Leber, den Kreislaufsorganen eintreten zu lassen;

das einzelne Thier würde dadurch vielleicht nicht lebensunfähig werden, aber die Art würde nach irgend einer Seite hin von dem Maximum ihrer Leistungsfähigkeit herabsinken und dadurch als Art existenzunfähig werden. Die sprunghafte Umwandlung der Arten erscheint mir — auf zoologischem Gebiet mindestens — als physiologisch undenkbar.

So würde denn also die Umwandlung der Arten nur in kleinsten Schritten erfolgt sein und würde beruhen auf der Summation jener Unterschiede, welche ein Individuum vom andern kennzeichnen, der individuellen Unterschiede. Es leidet keinen Zweifel, dass solche überall vorhanden sind, und es erscheint sonach auf den ersten Blick ganz selbstverständlich, dass sie auch alle das Material darstellen können, mittelst dessen Selection neue Formen hervorbringt. Die Sache ist indessen nicht so einfach, als sie bis vor Kurzem noch erschien, wenn wenigstens richtig ist, was ich selbst für richtig halte, dass bei allen durch ächte Keime sich fortpflanzenden Thieren und Pflanzen nur solche Charaktere auf die folgende Generation übertragen werden können, welche der Anlage nach schon im Keim enthalten waren.

Ich stelle mir vor, dass die Vererbung darauf beruht, dass von der wirksamen Substanz des Keimes, dem Keimplasma, stets ein Minimum unverändert bleibt, wenn sich der Keim zum Organismus entwickelt, und dass dieser Rest des Keimplasmas dazu dient, die Grundlage der Keimzellen des neuen Organismus zu bilden¹⁾. Es besteht demnach also Continuität des Keimplasmas von einer zur andern Generation. Man kann sich das Keimplasma vorstellen als eine lang dahinkriechende Wurzel, von welcher sich von Strecke zu Strecke einzelne Pflänzchen erheben: die Individuen der aufeinanderfolgenden Generationen.

Daraus folgt nun: die Nichtvererbbarkeit erworbener Charaktere, denn wenn das Keimplasma nicht

¹⁾ Vergl. Aufsatz II und IV.

in jedem Individuum wieder neu erzeugt wird, sondern sich von dem vorhergehenden ableitet, so hängt seine Beschaffenheit, also vor allem seine Molekularstructur nicht von dem Individuum ab, in dem es zufällig grade liegt, sondern dies ist gewissermaassen nur der Nährboden, auf dessen Kosten es wächst; seine Structur aber ist von vornherein gegeben.

Nun hängen aber die Vererbungstendenzen, deren Träger das Keimplasma ist, eben an dieser Molekularstructur, und es können somit nur solche Charaktere von einer auf die andere Generation übertragen werden, welche anererbt sind, d. h. welche virtuell von vornherein in der Structur des Keimplasmas gegeben waren, nicht aber Charaktere, die erst im Laufe des Lebens in Folge besonderer äusserer Einwirkungen erworben wurden.

Man hat bisher bekanntlich das Gegentheil angenommen; es galt als selbstverständlich, dass auch erworbene Eigenschaften sich vererben könnten, und man suchte sich durch verschiedene, immer sehr complicirte und künstliche Theorien plausibel zu machen, wie es möglich sei, dass Abänderungen, die im Laufe des Lebens durch äussere Einwirkungen entstehen, sich dem Keim mittheilen und so übertragbar werden. Bis jetzt liegt noch keine Thatsache vor, welche wirklich bewiese, dass erworbene Eigenschaften vererbt werden können — Vererbung künstlich erzeugter Krankheiten ist nicht beweisend — und so lange dies nicht der Fall ist, haben wir kein Recht, diese Annahme zu machen, es sei denn, dass wir dazu gezwungen würden durch die Unmöglichkeit, die Artumwandlung ohne diese Annahme zu beweisen (4).

Offenbar war es auch das dunkle Gefühl, dass die Sache so liege, welches es bisher verhindert hat, an das Axiom der Vererbbarkeit erworbener Charaktere zu rühren; man glaubte dasselbe nicht entbehren zu können zur Erklärung der Artumwandlung; nicht nur Solche, die der direkten Einwirkung äusserer Einflüsse Viel einräumen, sondern auch Diejenigen, die das Meiste auf Selectionsprocesse beziehen.

Die erste und nicht zu missende Grundlage der Selectionstheorie ist die individuelle Variabilität; diese liefert das Material kleinster Unterschiede, durch deren Summation im Laufe der Generationen neue Formen entstehen sollen. Wo sollen aber vererbbare individuelle Merkmale herkommen, wenn die Veränderungen, welche das Individuum im Laufe seines Lebens in Folge äusserer Einflüsse erfährt, nicht vererbbar sind? Es muss möglich sein, eine andere Quelle erheblicher individueller Verschiedenheiten nachzuweisen, sonst würde entweder die Selectionstheorie hinfällig werden, — in dem Fall nämlich, dass sich das thatsächliche Fehlen erblicher individueller Unterschiede herausstellte, — oder, wenn solche Unterschiede unzweifelhaft existiren, so würde dies zeigen, dass in der Ihnen soeben skizzirten Theorie von der Continuität des Keimplasmas und der damit verbundenen Nichtvererbung erworbener Eigenschaften ein Fehler stecken müsse. Ich glaube indessen, dass es sehr wohl möglich ist, sich die Entstehung vererbbarer individueller Unterschiede noch in anderer Weise vorzustellen, als es bisher geschehen ist, und dies zu thun, ist die Aufgabe, die ich mir heute gestellt habe.

Man konnte bisher sich die Entstehung der individuellen Variabilität etwa folgendermaassen zurechtlegen: Aus den Erscheinungen der Vererbung muss geschlossen werden, dass ein jeder Organismus die Fähigkeit besitzt, Keime zu liefern, aus welchen genaue Copien seiner selbst hervorgehen können — theoretisch wenigstens. In Wirklichkeit aber wird dies nun nie vollständig genau der Fall sein, und zwar deshalb, weil jeder Organismus zugleich auch die Eigenschaft besitzt, auf die verschiedenen äusseren Einflüsse, welche ihn treffen und ohne welche er sich weder entwickeln, noch überhaupt existiren könnte, in verschiedener Weise zu reagiren, in dieser oder jener Weise verändert zu werden. Gute Ernährung lässt ihn stark und gross, schlechte klein und schwach werden, und was für das Ganze gilt, gilt auch für die einzelnen Theile. Da nun selbst die Kinder ein

und derselben Mutter vom Beginn ihrer Existenz an immer schon von verschiedenartigen und verschieden starken Einwirkungen getroffen werden, so müssen sie nothwendigerweise auch dann ungleich werden, wenn sie von absolut identischen Keimen abstammten mit genau den gleichen Vererbungstendenzen.

Damit hätten wir denn also individuelle Verschiedenheiten. Sobald nun aber erworbene Eigenschaften nicht vererbbar sind, wird diese ganze Deduction hinfällig, denn alle Veränderungen, welche durch bessere oder schlechtere Ernährung einzelner Theile oder des ganzen Organismus hervorgerufen werden, inbegriffen die Resultate der Uebung, des Gebrauchs oder Nichtgebrauchs einzelner Theile, sie alle können keine erblichen Unterschiede abgeben, können nicht auf die folgende Generation übertragen werden; sie sind, so zu sagen, vorübergehende, *passante* Charaktere.

Die Kinder des Claviervirtuosen erben nicht die Kunst des Clavierspiels, sie müssen sie ebenso mühsam lernen, wie der Vater; sie erben nichts, als was der Vater auch als Kind schon besessen hat, eine geschickte Hand und ein musikalisches Gehirn. Auch die Sprache erben unsere Kinder nicht von uns, obwohl doch nicht nur wir, sondern eine beinahe endlos scheinende Reihe von Vorfahren dieselbe ausgeübt hat. Erst kürzlich sind wieder die Thatsachen zusammengestellt und verarbeitet worden¹⁾, welche lehren, dass menschliche Kinder hoch civilisirter Nationen, wenn sie isolirt von Menschen in der Wildniss aufwachsen, keine Spur einer Sprache aufweisen. Die Fähigkeit zu sprechen ist eine erworbene oder *passante*, keine ererbte Eigenschaft; sie vererbt sich nicht, sie vergeht mit ihrem Träger.

Damit stimmen auch die Erfahrungen auf pflanzlichem Gebiete, ja sie sind hier ganz besonders prägnant.

¹⁾ Vergl. Rauber, „Homo sapiens ferus oder die Zustände der Verwilderten“. Leipzig 1885.

Wenn Nägeli ¹⁾ Alpenpflanzen von ihrem natürlichen Standort in den botanischen Garten von München versetzte, so veränderten sich manche Arten dadurch so bedeutend, dass man sie kaum wiedererkannte; die kleinen Alpen-Hieracien wurden gross, stark verzweigt und reichblüthig. Wurden aber dann solche Pflanzen, oder auch erst ihre Nachkommen wieder auf mageren Kiesboden verpflanzt, so blieb Nichts von allen den Neuerungen erhalten; sie umwandelten sich wieder zurück in die ursprüngliche alpine Form, und zwar war die Rückkehr zur Stammform stets eine vollständige, und auch dann, wenn die Art mehrere Generationen hindurch in fetter Gartenerde cultivirt worden war.

Aehnliche Versuche mit ähnlichen Resultaten sind schon 20 Jahre vor Nägeli von Alexis Jordan angestellt worden und zwar hauptsächlich am Hungerblümchen, *Draba verna* ²⁾. Die Versuche sind um so beweisender, als ihnen ursprünglich jede theoretische Tendenz fernlag. Der Verfasser wollte durch das Experiment entscheiden, ob die zahlreichen Varietäten von *Draba verna*, wie sie auf verschiedenen Standorten wild vorkommen, bloss Variationen sind, oder aber Arten. Da er fand, dass sie rein züchten und sich immer wieder herstellen, wenn sie durch Cultur auf fremdem Boden verändert worden waren, so nahm er das Letztere an. Alle diese Versuche bestätigen also, dass äussere Einflüsse das Individuum zwar verändern können, dass aber diese Veränderungen sich nicht auf die Keime übertragen, nicht erblich sind.

Nägeli behauptet nun freilich, es gäbe überhaupt keine *a n g e b o r e n e n* individuellen Verschiedenheiten bei den Pflanzen; die Unterschiede, welche wir thatsächlich zwischen der einen und der andern Buche oder Eiche sehen, seien alle nur *S t a n d o r t s - M o d i f i c a t i o n e n*, hervorgerufen durch

¹⁾ Sitzungsberichte d. bair. Akad. d. Wissensch. v. 18. Nov. 1865. Vergl. auch „Mechan. phys. Theorie d. Abstammungslehre“, p. 102 u. f.

²⁾ Jordan, „Remarques sur le fait de l'existence en société des espèces végétales affines“. Lyon 1873.

die Verschiedenartigkeit der localen Einflüsse. Darin geht er indessen offenbar zu weit, wenn auch zugegeben werden kann, dass die angeborenen individuellen Verschiedenheiten bei den Pflanzen viel schwerer von den erworbenen zu unterscheiden sind, als bei den Thieren.

Bei diesen unterliegt es keinem Zweifel, dass angeborene und vererbte individuelle Charaktere vorkommen. Ganz besonders wichtig ist uns in dieser Beziehung der Mensch. Bei ihm ist unser Auge geübt, die kleinsten Verschiedenheiten scharf aufzufassen, ganz besonders die Gesichtszüge. Jedermann weiss, dass bestimmte Züge durch ganze Generationsfolgen gewisser Familien sich forterben — ich erinnere nur an die breite Stirn der Julier, das vorstehende Kinn der Habsburger, die gebogene Nase der Bourbonen. Beim Menschen also gibt es sicherlich erbliche individuelle Charaktere; mit derselben Sicherheit darf dies von allen unseren Hausthieren gesagt werden, und es ist nicht abzusehen, warum wir an ihrer Existenz bei andern Thieren und bei den Pflanzen zweifeln sollten.

Nun erhebt sich aber die Frage: Wie können wir ihr Vorhandensein erklären, wenn wir auf der Vorstellung einer Continuität des Keimplasmas fussen, wenn wir die Annahme einer Vererbung erworbener Charaktere zurückweisen müssen? Wie können die Individuen einer und derselben Art verschiedenartige Charaktere erblicher Natur annehmen, da doch alle Veränderungen, welche durch äussere Einflüsse an ihnen entstehen, vergänglicher Natur sind und mit dem Individuum wieder verschwinden? Warum unterscheiden sich die Individuen nicht bloß durch jene flüchtigen Verschiedenheiten, welche wir vorhin als *passante* bezeichneten, und wodurch entstehen jene tiefer sitzenden erblichen individuellen Merkmale, wenn sie doch durch die äussern Einflüsse, welche das Individuum treffen, nicht hervorgerufen werden können?

Man wird zunächst daran denken, dass verschiedenartige äussere Einflüsse nicht nur das fertige oder in Entwicklung

begriffene Individuum selbst treffen können, sondern auch schon die Keimzelle, aus der es sich dereinst entwickeln wird. Es erscheint denkbar, dass solche Einflüsse auch verschiedenartige kleine Abänderungen in der molekularen Structur des Keimplasmas hervorrufen könnten. Da das Keimplasma — unserer Annahme gemäss — sich von einer Generation auf die andere überträgt, so müssten also solche Veränderungen erbliche sein.

Ohne das Vorkommen solcher direkt die Keime verändernden Einflüsse ganz in Abrede zu stellen, muss ich doch glauben, dass sie am Zustandekommen erblicher individueller Charaktere keinen Antheil haben.

Das Keimplasma, oder — wenn man lieber will — das Idioplasma der Keimzelle ist zwar gewiss in seiner feinsten Structur äussert complicirt, aber trotzdem doch eine Substanz von ungemein grossem Beharrungsvermögen, eine Substanz, die sich ernährt und wächst bis ins Ungeheure, ohne aber dabei im Geringsten ihre complicirte Molekularstructur zu ändern. Wir dürfen dies mit Nägeli mit aller Bestimmtheit behaupten, obwohl wir direkt von dieser Structur Nichts erfahren können. Wenn wir aber sehen, dass manche Arten Jahrtausende hindurch sich fortgepflanzt haben, ohne sich zu verändern — ich erinnere nur an die heiligen Thiere der alten Aegypter, deren einbalsamirte Körper doch zum Theil 4000 Jahre alt sein müssen —, so beweist uns dies, dass ihr Keimplasma heute noch genau dieselbe Molekularstructur besitzt, die es vor 4000 Jahren besessen hat. Da nun ferner die Menge von Keimplasma, welche in einer einzelnen Keimzelle enthalten ist, sehr gering angenommen werden muss, und da davon wiederum nur ein sehr kleiner Bruchtheil unverändert bleiben kann, wenn die betreffende Keimzelle sich zum Thier entwickelt, so muss also schon innerhalb jedes einzelnen Individuums ein ganz enormes Wachsthum dieses kleinen Bruchtheils an Keimplasma stattfinden. Entstehen doch in jedem Individuum in der Regel Tausende von Keimzellen. Es ist deshalb nicht zu viel gesagt,

dass das Wachsthum des Keimplasmas beim ägyptischen Ibis oder dem Krokodil in jenen 4000 Jahren ein gradezu unermessliches gewesen sein muss. In den Pflanzen und Thieren, welche zugleich die Alpen und den hohen Norden bewohnen, haben wir aber Beispiele von Arten, die noch viel längere Zeiträume hindurch, nämlich seit der Eiszeit, unverändert geblieben sind, bei welchen also das Wachsthum des Keimplasmas ein noch viel grösseres gewesen sein muss.

Wenn nun trotzdem die Molekularstructur des Keimplasmas völlig dieselbe geblieben ist, so muss dieselbe nicht leicht veränderbar sein, und es bleibt wenig Aussicht, dass die flüchtigen kleinen Verschiedenheiten in der Ernährung, wie sie ja allerdings die Keimzellen so gut als jeden andern Theil des Organismus treffen werden, eine wenn auch noch so kleine Veränderung seiner Molekularstructur hervorrufen sollten. Sein Wachsthum wird bald schneller, bald weniger schnell vor sich gehen, aber seine Structur wird davon um so weniger berührt werden, als diese Einflüsse meist wechselnder Natur sind, bald in dieser und bald in einer andern Richtung erfolgen ¹⁾).

Die erblichen individuellen Unterschiede müssen also eine andere Wurzel haben.

Ich glaube, dass sie zu suchen ist in der Form der Fortpflanzung, durch welche die meisten der heute lebenden

¹⁾ Die obige Schlussfolgerung ist richtig, aber doch nicht ganz so zwingend, als ich es damals glaubte, als ich sie niederschrieb, und zwar desshalb, weil das Keimplasma der durch lange Zeiträume unverändert gebliebenen Arten fortwährend der Correction durch Naturzüchtung unterworfen war. Ich glaube heute, dass wir der direkten Einwirkung äusserer Einflüsse auf das Keimplasma eine grössere Bedeutung zugestehen müssen, als ich es hier gethan habe. Trotzdem wird man der geschlechtlichen Fortpflanzung nicht viel von dem Einfluss abzuziehen brauchen, der ihr hier zugeschrieben wird, nur braucht man nicht, wie ich es hier gethan habe, die Wurzel der individuellen Verschiedenheit in den niedersten Organismen zu suchen, sondern wird sie in den wechselnden Einflüssen erkennen, welche die Elemente des Keimplasmas unausgesetzt treffen müssen. W. 1892.

Organismen sich vermehren: in der sexuellen, oder — wie wir mit Häckel sagen können — in der amphigonen Fortpflanzung.

Dieselbe beruht bekanntlich auf der Verschmelzung zweier gegensätzlicher Keimzellen, oder vielleicht auch nur ihrer Kerne; diese Keimzellen enthalten die Keimsubstanz, das Keimplasma, und dieses wiederum ist vermöge seiner specifischen Molekularstructur der Träger der Vererbungstendenzen des Organismus, von welchem die Keimzelle her stammt. Es werden also bei der amphigonen Fortpflanzung zwei Vererbungstendenzen gewissermaassen miteinander gemischt. In dieser Vermischung sehe ich die Ursache der erblichen individuellen Charaktere und in der Herstellung dieser Charaktere die Aufgabe der amphigonen Fortpflanzung. Sie hat das Material an individuellen Unterschieden zu schaffen, mittelst dessen Selection neue Arten hervorbringt.

Das klingt vielleicht sehr überraschend und im ersten Augenblick wohl gar ganz unglaublich. Man möchte doch eher geneigt sein, zu glauben, dass eine fortgesetzte Vermischung etwa schon vorhandener Unterschiede, wie sie durch Amphigonie gesetzt wird, nicht zu einer Steigerung dieser Unterschiede, sondern zu einer Abschwächung und allmählichen Ausgleichung derselben führen müsse, und es ist auch in der That die Meinung schon ausgesprochen worden, die sexuelle Fortpflanzung habe die Folge, die Abirrungen vom Speciescharakter rasch wieder zu verwischen. In Bezug auf die Speciescharaktere mag dies auch richtig sein, weil Abweichungen von ihnen so selten vorkommen, dass sie der grossen Masse normal gebauter Individuen gegenüber nicht Stand halten können. Bei den kleinen Verschiedenheiten aber, welche die Individuen charakterisiren, ist dies anders, weil eben jedes Individuum sie besitzt, nur wieder in andrer Weise. Hier könnte ein Ausgleich der Verschiedenheiten nur dann eintreten, wenn wenige Individuen schon die ganze

Species ausmachen. Die Zahl der Individuen aber, welche zusammen eine Art darstellen, ist im Allgemeinen nicht nur eine sehr grosse, sondern für die Rechnung gradezu eine unendlich grosse. Eine Kreuzung Aller mit Allen ist unmöglich und desshalb auch eine Ausgleichung der individuellen Unterschiede.

Um die Wirkung der sexuellen Fortpflanzung klar zu legen, nehmen wir zuerst einmal an, die Fortpflanzung sei eine monogone, eingeschlechtliche, wie solche ja in der Parthenogenese thatsächlich vorkommt; ein jedes Individuum bringe also Keimzellen hervor, von denen eine jede allein für sich zu einem neuen Individuum werde. Denken wir uns eine Art, deren Individuen völlig gleich sind, so werden auch ihre Nachkommen durch beliebig viele Generationen hindurch gleich bleiben müssen, wenn wir absehen von jenen passanten Unterschieden, wie sie durch verschiedene Ernährung u. s. w. hervorgerufen werden, ohne aber vererbbar zu sein.

Die Individuen dieser Art würden also thatsächlich zwar verschieden sein können, virtuell aber dennoch identisch sein; d. h. der Ausführung nach würden sie verschieden sein können, der Anlage nach müssten sie aber alle identisch sein; die Keime aller müssten genau dieselben Vererbungstendenzen enthalten, und wenn es möglich wäre, sie unter genau denselben Einflüssen sich entwickeln zu lassen, so müssten sie auch völlig identische Individuen aus sich hervorgehen lassen.

Verändern wir nun die Annahme dahin, dass die Individuen der monogam, also ohne Kreuzung sich fortpflanzenden Art sich nicht nur durch passante, sondern durch erbliche Charaktere unterschieden. Dann würde jedes Individuum Nachkommen hervorbringen, die die gleichen erblichen Verschiedenheiten besässen, die es selbst besitzt; es würden also von jedem Individuum Generationsfolgen ausgehen, deren einzelne Individuen alle virtuell identisch wären mit ihren ersten Vorfahren. Immer wieder die nämlichen individuellen Unter-

schiede würden sich in jeder Generation wiederholen, und wenn alle Nachkommen auch zur Fortpflanzung gelangten, so müssten schliesslich so viele Gruppen virtuell gleicher Individuen vorhanden sein, als anfangs einzelne Individuen vorhanden waren.

Aehnliche Fälle kommen in Wirklichkeit vor, bei manchen Gallwespen, bei gewissen niedern Krustern, überhaupt bei manchen Arten, bei welchen die sexuelle Fortpflanzung ganz durch die parthenogenetische verdrängt worden ist; sie unterscheiden sich aber alle in dem einen und wichtigen Punkte von unserem hypothetischen Falle, dass bei ihnen niemals alle Nachkommen auch zur vollkommenen Entwicklung und zur Fortpflanzung gelangen, dass vielmehr im Allgemeinen die meisten Nachkommen vorher zu Grunde gehen, und nur etwa so viele Individuen zur Nachzucht übrig bleiben, als auch in der vorhergehenden Generation zur Fortpflanzung gelangten.

Es fragt sich nun, ob eine solche Art Selectionsprocesse eingehten kann. Setzen wir den Fall, es handle sich um ein Insekt, das im grünen Laub lebt und das dort durch die grüne Farbe seines Körpers Schutz vor Entdeckungen geniesst. Die erblichen individuellen Unterschiede sollen in verschiedenen Nüancen von Grün bestehen. Gesetzt nun, diese Art würde im Laufe der Zeit durch das Aussterben ihrer bisherigen Futterpflanze genöthigt, auf einer andern und etwas anders grün gefärbten Pflanze zu leben, so würde sie nun diesem andern Grün nicht mehr vollkommen angepasst sein. Sie würde also — um nicht immer stärker durch ihre Verfolger decimirt zu werden, und so einem langsamen, aber sicheren Untergang entgegenzutreiben — bildlich gesprochen, sich bemühen müssen, ihre Farbe dem Grün der neuen Nährpflanze genauer anzupassen.

Man sieht leicht ein, dass sie dazu ganz und gar ausser Stande ist. Ihre erblichen Variationen bleiben Generation auf Generation stets dieselben; wenn also nicht schon von vornherein die erforderliche Nüance von Grün bei einem Individuum vorhanden war, so kann sie auch nicht

hervorgebracht werden. Wäre sie aber bei Einzelnen vorhanden, dann würden nach und nach die anders gefärbten Individuen aussterben und nur die mit dem richtigen Grün würden übrig bleiben. Das wäre dann aber keine Anpassung im Sinne der Selectionstheorie; es wäre allerdings auch eine Auslese, aber es würde doch nur den Anfang des Processes darstellen, den wir als Selectionsprocess bezeichnen. Wenn dieser nichts mehr leisten könnte, als vorhandene Merkmale zur Alleinherrschaft zu bringen, dann wäre er keiner grossen Beachtung werth, denn dann könnte niemals durch ihn eine neue Art entstehen. Niemals schliesst eine Art von vornherein schon solche Individuen in sich ein, die so weit von den übrigen abweichen, wie die Individuen der nächst verwandten Art von ihr abstehen, und noch viel weniger könnte man daran denken, mit diesem Princip die Entstehung der ganzen Organismenwelt zu erklären. Da müssten ja in der ersten Art schon alle übrigen Arten als Variationen enthalten gewesen sein. Selection muss unendlich viel mehr leisten, wenn sie als Entwicklungsprincip Bedeutung haben soll. Sie muss im Stande sein, die kleinen gegebenen Unterschiede in der Richtung des angestrebten Zieles zu summiren und so neue Charaktere zu schaffen. In unserm Beispiel müsste sie im Stande sein, diejenigen Individuen, deren Grün dem verlangten Grün am nächsten käme, zu erhalten, und ihre Nachkommen mehr und mehr diesem Ideal zuzuführen.

Grade davon kann aber bei der ungeschlechtlichen Art der Fortpflanzung keine Rede sein. Mit andern Worten: Selectionsprocesses im eigentlichen Sinne des Wortes, solche, die neue Charaktere liefern durch allmähliche Steigerung bereits vorhandener, sind nicht möglich bei Arten mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Wenn jemals nachgewiesen würde, dass eine durch reine Parthenogenese sich fortpflanzende Art zu einer neuen umgewandelt worden wäre, so wäre damit zugleich der Beweis geführt, dass es noch andre Umwandlungskräfte gibt, als

Selectionsprozesse, denn durch Selection könnte sie nicht entstanden sein. Wenn hier überhaupt eine Auswahl der Individuen im Kampf ums Dasein eintritt, dann führt sie zum Ueberleben einer Individuengruppe und zur Vernichtung aller übrigen. In unserm Beispiel würde nur diejenige Gruppe von Individuen übrig bleiben, deren Urahn schon die richtige Nuance von Grün besessen hätte: — damit wären denn aber zugleich wieder alle erblichen, individuellen Charaktere geschwunden, da diese ja — unserer Voraussetzung gemäss — von Anfang an innerhalb der einzelnen Gruppen gefehlt haben. Wir kommen so zu dem Resultat, dass monogame Fortpflanzung nie im Stande ist, erbliche individuelle Variabilität zu veranlassen, dass sie dagegen sehr wohl zu ihrer gänzlichen Beseitigung führen kann.

Alles dies verhält sich ganz anders bei der sexuellen Fortpflanzung. Sobald hier ein Anfang individueller Verschiedenheit gegeben ist, so kann nie wieder Gleichheit der Individuen eintreten, ja die Verschiedenheiten müssen sich sogar im Laufe der Generationen steigern, nicht im Sinne grösserer Unterschiede, wohl aber in dem immer neuer Combinationen der individuellen Charaktere.

Beginnen wir hier mit derselben Annahme einer Anzahl von Individuen, die sich voneinander durch einige erbliche individuelle Charaktere unterscheiden, so wird schon in der folgenden Generation kein Individuum dem andern gleich sein können; sie werden alle verschieden sein müssen, und zwar nicht bloss thatsächlich, sondern auch virtuell, nicht bloss der zufälligen Ausführung nach, sondern auch der Anlage nach. Es wird auch keiner der Nachkommen mit einem der Vorfahren identisch sein können, da ja Jeder die Vererbungstendenzen zweier Vorfahren, der Aeltern, in sich vereinigt und sein Organismus somit gewissermaassen ein Compromiss zwischen diesen beiden Entwicklungstendenzen sein wird. In der dritten Generation treffen dann die Vererbungstendenzen zweier Individuen der zweiten Generation zusammen. Da aber deren Keimplasma kein einfaches

mehr ist, sondern bereits aus zwei individuell verschiedenen Sorten von Keimplasma zusammengesetzt ist, so wird also ein Individuum der dritten Generation durch einen Compromiss von vier verschiedenen Vererbungstendenzen entstehen. In der vierten Generation müssen 8, in der fünften 16, in der sechsten 32 verschiedene Vererbungstendenzen zusammentreffen. Eine jede von diesen wird sich in diesem oder jenem Theil des auszubauenden Organismus stärker oder schwächer geltend machen, und so wird schon in der sechsten Generation eine Menge der verschiedensten Combinationen der individuellen Merkmale der Ahnen zum Vorschein kommen; Combinationen, wie sie weder vorher je dagewesen waren, noch später jemals wiederkehren können.

Wir wissen nicht, auf wie viele Generationen hinaus sich die specifischen Vererbungs-Tendenzen der ersten Generation noch geltend machen können; manche Thatsachen scheinen dafür zu sprechen, dass ihre Zahl gross ist; jedenfalls wohl ist sie grösser als sechs. Wenn wir nun bedenken, dass schon in der zehnten Generation 1020 verschiedenartige Keimplasmen mit den ihnen innewohnenden Vererbungstendenzen in einem Keim zusammentreffen würden, so können wir nicht zweifeln, dass bei fortgesetzter sexueller Fortpflanzung sich niemals genau dieselben Combinationen individueller Merkmale wiederholen werden, sondern immer wieder neue entstehen müssen.

Zu diesem Resultate trägt vor Allem auch der Umstand bei, dass die verschiedenen Idioplasmen, welche das Keimplasma der Keimzellen eines bestimmten Individuums zusammensetzen, zu verschiedener Zeit seines Lebens in verschiedener Intensität vorhanden sind, oder mit anderen Worten, dass die Intensität dieser einzelnen Idioplasmen eine Function der Zeit ist. Wir müssen das aus der Thatsache schliessen, dass die Kinder derselben Aeltern niemals gleich sind, dass in dem einen mehr die Merkmale des Vaters, in dem andern die der Mutter, oder der Grossmutter, oder des Urgrossvaters hervortreten.

So führt uns denn diese Ueberlegung dahin, dass durch sexuelle Fortpflanzung schon in wenigen Generationen eine grosse Anzahl wohlmarkirter Individualitäten hervorgehen muss, selbst in dem einstweilen einmal stillschweigend angenommenen Fall einer vorfahrenlosen ersten Generation mit nur wenigen individuellen Merkmalen. Nun entstehen aber Organismen, die sich auf sexuellem Wege fortpflanzen, niemals vorfahrenlos, sie haben Vorfahren, und falls diese bereits auch die sexuelle Fortpflanzung besessen haben, so befindet sich also jede Generation einer Art in dem Zustand, den wir vorhin für die zehnte oder irgend eine noch spätere Generation angenommen haben, d. h. jedes Individuum enthält bereits ein Maximum von Vererbungstendenzen in sich und eine unendliche Mannigfaltigkeit der überhaupt möglichen individuellen Merkmale (6).

Damit haben wir aber die erbliche individuelle Variabilität, wie wir sie vom Menschen und den höheren Thieren her kennen, und wie die Theorie sie braucht zur Umwandlung der Arten mittelst Selection.

Ehe ich weiter gehe, muss ich aber jetzt eine nahe-
liegende Frage zu beantworten suchen. Ich bin in meiner Darlegung ausgegangen von einer ersten Generation, welche bereits individuelle Merkmale besass. Woher stammen diese? Sind wir genöthigt, sie einfach als gegeben anzunehmen, ohne auf ihre Wurzel zurückgehen zu können? In diesem Falle würden wir das Problem der erblichen Variabilität nicht völlig gelöst haben. Wir haben zwar gezeigt, dass erbliche Unterschiede, wenn sie überhaupt einmal aufgetreten sind, durch sexuelle Fortpflanzung zu der Mannigfaltigkeit ausgebildet werden musste, wie wir sie thatsächlich beobachten, aber es fehlt noch der Nachweis, woher sie stammen. Wenn die äusseren Einflüsse, welche die Organismen selbst treffen, nur passante Unterschiede an ihnen hervorrufen können, wenn andererseits solche äussere Einflüsse, die die Keimzelle treffen, eine Veränderung ihrer Molekularstruktur höchstens dann bewirken könnten, wenn sie sehr lange Zeiträume hin-

durch einwirken, so scheinen die Möglichkeiten für die Herleitung der erblichen Unterschiede erschöpft.

Ich glaube indessen, wir brauchen die Antwort auf die gestellte Frage nicht schuldig zu bleiben. Der Ursprung der erblichen individuellen Variabilität kann allerdings nicht bei den höheren Organismen, den Metazoën und Metaphyten liegen, er ist aber bei den niedersten Organismen zu finden, bei den Einzelligen. Bei diesen besteht ja noch nicht der Gegensatz von Körper- und Keimzellen; sie pflanzen sich durch Theilung fort. Wenn nun ihr Körper im Laufe seines Lebens durch irgend einen äusseren Einfluss verändert wird, irgend ein individuelles Merkmal bekommt, so wird dies auf seine beiden Theilsprösslinge übergehen. Wenn z. B. ein Moner durch häufiges Ankämpfen gegen Wasserströmungen die Sarkode seines Körpers etwas derber, resistenter oder auch stärker anhaftend gemacht hätte als viele andere Individuen seiner Art, so würde sich diese Eigenthümlichkeit auf seine beiden Nachkommen direkt fortsetzen, denn diese sind ja zunächst nichts Anderes als seine beiden Hälften; jede im Laufe seines Lebens auftretende Abänderung, jeder irgendwie entstandene individuelle Charakter müsste sich nothwendig auf seine Theilsprösslinge direkt übertragen.

Wenn der Clavierspieler, dessen ich vorhin schon gedachte, seine Finger-Musculatur durch Uebung zur höchsten Schnelligkeit und Kraftentwicklung herangebildet hat, so ist dies ein durchaus passanter Charakter, eine Ernährungs-Modification, die sich nicht auf seine Kinder forterbt, weil sie eben nicht im Stande ist, irgend eine Veränderung in der Molekularstructur seiner Keimzellen hervorzurufen, geschweige denn grade die adäquate, d. h. diejenige Veränderung, welche zur Entwicklung der veränderten Charaktere des Vaters in dem Kinde führen müsste.

Beim niedersten Einzelligen ist das noch anders. Hier ist Elter und Kind in gewissem Sinn noch ein und dasselbe Wesen, das Kind ist ein Stück vom Elter und zwar gewöhn-

lich die Hälfte. Wenn also überhaupt die Individuen einzelliger Arten von verschiedenen äusseren Einflüssen getroffen werden, und wenn diese verändernd auf sie einwirken können, dann ist das Auftreten erblicher individueller Unterschiede bei ihnen unvermeidlich. Beide Voraussetzungen aber sind unbestreitbar. Auch lässt sich direkt beobachten, dass individuelle Unterschiede bei Einzelligen vorkommen, Unterschiede der Grösse, der Farbe, Form, Bewimperung. Freilich hat man bis jetzt darauf nicht weiter geachtet, auch sind unsere besten Mikroskope so kleinen Organismen gegenüber recht grobe Beobachtungsmittel; immerhin aber kann es nicht zweifelhaft sein, dass die Individuen einer Art nicht absolut gleich sind.

So läge denn die Wurzel der erblichen individuellen Unterschiede wieder in den äusseren Einflüssen, welche den Organismus direkt verändern; aber nicht auf jeder Organisationshöhe kann auf diese Weise erbliche Variabilität entstehen, vielmehr nur auf der niedersten, bei den einzelligen Wesen¹⁾. Sobald aber einmal bei diesen die Ungleichheit der Individuen gegeben war, musste sie sich bei der Entstehung der höheren Organismen auf diese übertragen. Indem nun gleichzeitig die amphigone sexuelle Fortpflanzung sich ausbildete, verschärfte und vervielfachte sie die überkommene Ungleichheit und erhielt sie in immer wechselnden Combinationen.

Sie verschärfte sie, weil bei der steten Kreuzung von je zwei Individuen nothwendig und wiederholt der Fall eintreten muss, dass gleiche Anlagen in Bezug auf die Beschaffenheit eines bestimmten Körpertheils zusammentreffen. Wenn aber z. B. derselbe Körpertheil bei beiden Eltern

¹⁾ Dieser Satz fällt, sobald man die Veränderlichkeit des Keimplasmas der Vielzelligen annimmt, durch wechselnde äussere Einflüsse. Wir brauchen dann die erbliche Verschiedenheit der Vielzelligen nicht von derjenigen der Urwesen herzuleiten. W. 1892.

stark ausgebildet ist, so wird er nach den Erfahrungen der Züchter geneigt sein, bei den Kindern in noch stärkerer Ausbildung aufzutreten, und umgekehrt ein schwach ausgebildeter in noch schwächerer. Die amphigone Fortpflanzung muss also die Folge haben, dass ein jeder Charakter der Art, der überhaupt individuellen Schwankungen unterworfen ist, in vielen Individuen in verstärkter, in vielen anderen in abgeschwächter, in noch zahlreicheren in einem mittleren Ausbildungsgrad anzutreffen ist. Damit aber ist das Material gegeben, mittelst dessen Selection jeden Charakter je nach Bedürfniss weiter steigern oder weiter abschwächen kann, indem sie durch Beseitigung der minder passenden Individuen die Chance geeigneter Kreuzungen von Generation zu Generation steigert.

Theoretisch aber wird man zugeben, dass, wenn eine Art existirte, die nur eine kleine Anzahl individueller Unterschiede besässe, die aber bei verschiedenen Individuen verschiedene Theile beträfen, diese Anzahl sich mit jeder Generation vermehren müsste, und zwar so lange, bis alle Theile, an denen überhaupt Variationen vorkamen, bei allen Individuen ihr besonderes, individuelles Gepräge erhalten hätten.

Sexuelle Fortpflanzung muss aber weiterhin die mindestens ebenso wichtige Folge haben, die vorhandenen Unterschiede zu vermehren und sie stets wieder neu zu combiniren.

Das Erstere wird bei den heute bestehenden Arten kaum noch der Fall sein können, weil bei ihnen kein Theil mehr ohne individuelles Gepräge sein wird. Viel wichtiger ist der zweite Punkt, die Erzeugung immer neuer Combinationen von individuellen Merkmalen durch die sexuelle Fortpflanzung. Denn wir müssen uns vorstellen — wie auch schon Darwin es ausgesprochen hat —, dass bei dem Züchtungsprocess der Natur nicht bloss einzelne Merkmale umgeändert werden, sondern wohl immer mehrere, vielleicht sogar zahlreiche zu gleicher Zeit. Es gibt keine zwei noch so nahe verwandte Arten, welche sich nur in einem einzigen Charakter unterscheiden; auch für unser nicht besonders

scharfes Auge sind der unterscheidenden Merkmale immer mehrere, oft viele, und wenn wir im Stande wären, in absoluter Schärfe zu vergleichen, würden wir wahrscheinlich Alles an zwei nahestehenden Arten verschieden finden.

Nun beruht allerdings ein grosser Theil dieser Unterschiede auf Correlation, aber ein anderer Theil muss auf gleichzeitiger primärer Abänderung beruhen.

Ein oft genannter grosser Schmetterling der ostindischen Wälder, die *Kallima paralecta*, gleicht in sitzender Stellung sehr täuschend einem welken Blatt, nicht nur in der Farbe, sondern auch in einer Zeichnung, welche die Rippen des Blattes nachahmt. Nun setzt sich aber diese Zeichnung aus zwei Stücken zusammen, von welchen das obere auf dem Vorderflügel, das untere auf dem Hinterflügel steht. Die beiden Flügel müssen also vom Schmetterling in der Ruhe so gehalten werden, dass die beiden Stücke der Zeichnung genau aufeinanderpassen, andernfalls würde die Zeichnung dem Schmetterling nichts nützen. Wirklich hält auch der Schmetterling die Flügel so, wie es nöthig ist, natürlich unbewusst dessen, was er thut. Es ist also in seinem Gehirn ein Mechanismus vorhanden, der ihn dazu zwingt. Nun ist es klar, dass dieser Mechanismus sich erst ausgebildet haben kann, als die Flügelhaltung für den Schmetterling wichtig wurde, d. h. als die Aehnlichkeit mit einem Blatt bereits im Werden war, und umgekehrt konnte diese Aehnlichkeit mit dem Blatt sich erst ausbilden, als der Schmetterling die Gewohnheit annahm, seine Flügel in der bestimmten Weise zu halten. Beide Charaktere müssen sich also gleichzeitig und in Gemeinschaft miteinander ausgebildet und gesteigert haben, die Zeichnung, indem sie aus einer ungefähren Aehnlichkeit zu einer immer genaueren Lage des Blattes fortschritt, die Flügelhaltung, indem sie sich immer genauer auf eine ganz bestimmte Stellung präcisirte. Es muss also hier gleichzeitig eine Züchtung gewisser feinsten Structurverhältnisse des Nervensystems und eine solche der Vertheilung der Farbstoffe auf dem Flügel stattgefunden

haben, und es werden also solche Individuen zur Nachzucht ausgewählt worden sein, welche nach beiden Richtungen hin Brauchbares lieferten.

Solche Combinationen der geforderten Merkmale zu bieten, ist offenbar die sexuelle Fortpflanzung leicht im Stande, da sie ja fortwährend die verschiedensten Charaktere durcheinander mischt, und darin scheint mir in der That eine ihrer bedeutendsten Wirkungen zu liegen.

Ueberhaupt wüsste ich der sexuellen Fortpflanzung keine andere Bedeutung beizumessen, als die, das Material an erblichen individuellen Charakteren zu schaffen, mit welchen die Selection arbeiten kann. Die sexuelle Fortpflanzung ist so allgemein verbreitet unter allen Abtheilungen der vielzelligen Pflanzen und Thiere, die Natur geht so selten, man möchte sagen so ungern von ihr ab, dass ihr nothwendig eine ganz hervorragende Bedeutung innewohnen muss. Wenn aber in der That Selectionsprozesse es sind, welche neue Arten hervorbringen, dann beruht ja die Entwicklung der gesammten Organismenwelt auf diesen Processen, und dann ist in der That die Rolle, welche Amphigonie in der Natur zu spielen hätte, indem sie die Selectionsprozesse bei den vielzelligen Organismen ermöglicht, nicht nur keine unbedeutende, sondern vielmehr eine der denkbar grossartigsten.

Wenn ich aber sage, die sexuelle Fortpflanzung habe die Bedeutung, die Umgestaltung der höheren Organismen zu ermöglichen, so ist das nicht etwa gleichbedeutend mit der Behauptung, die sexuelle Fortpflanzung sei entstanden, um die Artbildung möglich zu machen. Ihre Wirkung kann nicht zugleich ihre Ursache sein; erst musste sie da sein, ehe sie die erbliche Variabilität hervorrufen konnte. Ihr erstes Auftreten muss also eine andere Ursache gehabt haben. Welches diese war, das kann heute wohl Niemand schon mit Sicherheit und in präziser Weise sagen. Die Lösung des Räthfels liegt in dem Vorläufer der eigentlichen sexuellen Fortpflanzung, in der Conjugation der Einzelligen. Die Verschmelzung zweier einzelliger Individuen zu Einem,

wie sie die einfachste und also wohl ursprünglichste Form der Conjugation darstellt, muss eine direkte und unmittelbare Wirkung haben, welche von Nutzen für die Existenz der betreffenden Art ist.

Vermuthungen liessen sich darüber wohl aufstellen, und es ist vielleicht nicht ohne Nutzen, sie etwas näher ins Auge zu fassen. Biologen von der Bedeutung Victor Hensen's¹⁾ und Edouard van Beneden's²⁾ haben geglaubt, die Conjugation sowie ganz allgemein die sexuelle Fortpflanzung als eine „Verjüngung des Lebens“ auffassen zu sollen. Auch Bütschli vertritt diese Anschauung wenigstens in Bezug auf die Conjugation. Diese Forscher stellen sich vor, die wunderbare Erscheinung des Lebens, die ja in ihren tieferen Ursachen noch immer als ein Räthsel vor uns liegt, könne nicht aus sich selbst heraus ins Unbegrenzte weiterdauern, das Uhrwerk bleibe nach längerer oder kürzerer Zeit stille stehen, die Vermehrung der auf rein ungeschlechtlichem Wege sich fortpflanzenden Organismen höre zuletzt auf, etwa so, wie das Leben des Einzelnen schliesslich aufhört oder wie ein in Umdrehung begriffenes Rad in Folge der Reibung schliesslich still steht und eines neuen Anstosses bedarf, um sich weiter zu drehen. Damit die Fortpflanzung ununterbrochen fort dauere, sei eine „Verjüngung“ der lebendigen Substanz nöthig, ein Aufziehen des Uhrwerks der Fortpflanzung, und diese „Verjüngung“ sehen jene Forscher in der sexuellen Fortpflanzung und in der Conjugation, also in der Vereinigung zweier Zellen, der Keimzellen oder zweier einzelliger Organismen.

Edouard van Beneden drückt dies folgendermaassen aus: „Il semble que la faculté que possèdent les cellules, de se multiplier par division soit limitée: il arrive un moment

¹⁾ S. Hermann's „Handbuch der Physiologie“, Theil II, „Physiologie der Zeugung“ von V. Hensen.

²⁾ E. van Beneden, „Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire“. Gand u. Leipzig 1883. S. 404 u. f.

où elles ne sont plus capables de se diviser ultérieurement, à moins qu'elles ne subissent le phénomène du rajeunissement par le fait de la fécondation. Chez les animaux et les plantes les seules cellules capables d'être rajeunies sont les œufs; les seules capables de rajeunir sont les spermatocytes. Toutes les autres parties de l'individu sont vouées à la mort. La fécondation est la condition de la continuité de la vie. Par elle le générateur échappe à la mort.“ (a. a. O. p. 405.) Nach Victor Hensen aber lässt sich der Satz vertheidigen: „Durch die normale Befruchtung wird der Tod vom Keim und dessen Produkten ferngehalten.“ Das bis zur Entdeckung der Parthenogenese „angenommene Gesetz“, dass das Ei befruchtet werden müsse, gelte zwar jetzt nicht mehr, aber man sei gezwungen, die Hypothese zu machen, „dass dennoch nach vielen Generationen selbst das am meisten parthenogenetische Ei einer Befruchtung bedürfen“ werde. (a. a. O. p. 236.)

Wenn man dieser Anschauung auf den Grund geht, so ist sie eigentlich nichts Anderes, als eine Uebersetzung der Thatsache, dass die sexuelle Fortpflanzung unbegrenzt fort-dauert — soweit wir sehen können. Daraus und aus ihrer allgemeinen Verbreitung wird geschlossen, dass ungeschlechtliche Fortpflanzung nicht unbegrenzt fortdauern würde, falls sie bei einer Thierart zur alleinigen Fortpflanzungsart geworden wäre. Der Beweis für diesen letzteren Satz kann aber nicht beigebracht werden, und man würde vielleicht überhaupt nicht dazu gekommen sein, ihn aufzustellen, wenn man die Allgemeinheit der sexuellen Fortpflanzung auf eine andre Weise zu erklären gewusst, wenn man dieser offenbar überaus bedeutungsvollen Einrichtung eine andere Bedeutung zuzuschreiben gewusst hätte.

Aber auch abgesehen von der Unmöglichkeit eines Beweises scheint mir die Verjüngungstheorie doch auch wenig befriedigend. Der ganze Begriff der „Verjüngung“ hat etwas Unbestimmtes, Nebelhaftes, die Vorstellung von der Nothwendigkeit einer Verjüngung des Lebens, so geistreich sie ist,

lässt sich wohl nur schwer mit unsern sonstigen, auf rein physikalische und mechanische Triebkräfte abzielenden Vorstellungen vom Leben vereinigen. Wie soll man es sich denken, dass ein Infusorium, welches durch fortgesetzte Zweitheilung seine Fortpflanzungsfähigkeit zuletzt eingebüsst hätte, dieselbe dadurch wiedererlangt, dass es mit einem andern, ebenfalls zu weiterer Zweitheilung unfähig gewordenen Individuum sich vereinigt und zu einem Individuum verschmilzt? Zweimal Nichts kann nicht Eins geben, und wollte man annehmen, in jedem solchen Thier stecke nur $\frac{1}{2}$ Fortpflanzungskraft, so würden die Beiden zusammen zwar Eins geben, aber man könnte das kaum eine „Verjüngung“ nennen; es wäre ganz einfach eine Addition, wie sie unter andern Umständen auch durch blosses Wachsthum erreicht wird —, wenn wir jetzt einmal von dem in meinen Augen wichtigsten Moment der Conjugation absehen: der Vermischung zweier Vererbungstendenzen. Wenn der Begriff der Verjüngung Etwas bedeuten soll, so müsste durch die Conjugation eine lebendige Kraft erzeugt werden, welche vorher in den Einzelthieren nicht vorhanden war. Diese Kraft müsste aus Spannkraften entstehen, welche sich in den Einzelthieren während der Periode ihrer ungeschlechtlichen Fortpflanzung angesammelt hätten, und diese müssten verschiedener Natur sein und so beschaffen, dass sie sich im Moment der Conjugation zur lebendigen Fortpflanzungskraft verbänden!

Der Vorgang wäre etwa vergleichbar der Bewegung zweier Raketen, die durch einen in ihnen selbst gelegenen Explosivstoff, etwa Nitroglycerin, so fortgeschleudert würden, dass sie sich unterwegs einmal treffen müssten. Das Fortfliegen würde so lange andauern, bis alles Nitroglycerin vollständig verbraucht wäre, und es müsste dann Stillstand eintreten, wenn nicht während des Davonfliegens sich der explosive Stoff von Neuem wieder erzeugte. Dies geschähe nun so, dass in der einen Rakete Salpetersäure, in der andern Glycerin gebildet würde, so dass beim Zusammentreffen wieder Nitroglycerin in derselben Menge und in gleicher Vertheilung auf beide Raketen

entstehen könnte, wie es beim Beginn der Bewegung vorhanden war. So würde sich die Bewegung immer wieder mit der gleichen Geschwindigkeit erneuern und in alle Ewigkeit fortdauern können.

Theoretisch lässt sich ja so Etwas ausdenken, aber bei der Uebertragung auf wirkliche Verhältnisse stösst man doch auf erhebliche Schwierigkeiten. Von allem Andern abgesehen, wie soll es möglich sein, dass das Nitroglycerin, also die Fortpflanzungskraft, sich durch die fortgesetzte Theilung erschöpft und doch zugleich in ihrem einen Bestandtheil, sich in demselben Körper und während derselben Zeit wieder erzeugt? Der Verlust der Theilungsfähigkeit kann in letzter Instanz doch nur auf dem Verlust der Assimilation, der Ernährungs- und Wachsthumskraft, beruhen; wie sollte aber diese abgeschwächt und schliesslich verloren gehen und doch zugleich dieselbe Kraft in ihrer einen Componente wieder angesammelt werden können?

Ich glaube, ehe man zu so gewagten Annahmen schreitet, ist es doch besser, sich mit der einfachen Vorstellung zu begnügen, dass die Kraft unbegrenzter Assimilation und damit auch unbegrenzter Fortpflanzungsfähigkeit ein Attribut der lebendigen Materie ist, und dass die Form der Fortpflanzung, ob geschlechtlich, ob ungeschlechtlich, an und für sich keinen Einfluss auf die Fortdauer dieses Processes hat, dass Kraft und Materie auch hier unzertrennlich verbunden sind, und dass die Kraft continuirlich mit der Materie wächst. Das schliesst nicht aus, dass Verhältnisse eintreten können, unter welchen Beides nicht mehr geschieht.

Zu der Vorstellung von der „Verjüngung“ könnte ich mich nur dann entschliessen, wenn nachgewiesen würde, dass in der That eine Vermehrung durch Theilung niemals — nicht etwa blos unter bestimmten Bedingungen — ins Unbegrenzte fortgehen könne. Das kann aber nicht nachgewiesen werden, ebensowenig, als das Gegentheil. Soweit also ist der Boden des Thatsächlichen auf beiden Seiten gleich unsicher. Der Verjüngungshypothese aber steht die Thatsache der Partheno-

genese entgegen; denn wenn überhaupt die Befruchtung eine Verjüngung bedeutet und auf der Vereinigung differenter Kräfte und Stoffe beruht, welche dadurch Fortpflanzungskraft hervorbringen, dann ist nicht abzusehen, wie so dieselbe Fortpflanzungskraft gelegentlich auch einmal durch den einen Stoff allein (die Eizelle) gebildet werden kann. Logischer Weise sollte das so wenig möglich sein, als dass Salpetersäure oder Glycerin, jedes allein für sich, die Wirkung des Nitroglycerins ausübt! Man flüchtet sich nun freilich hinter die Annahme, dass in dem Fall der Jungfernzeugung „eine Befruchtung für eine ganze Reihe von Generationen ausreiche“; allein das ist nicht nur eine unerweisbare Annahme, sondern sie steht in Widerspruch mit der Thatsache, dass dasselbe Ei, welches sich parthenogenetisch entwickeln kann, auch befruchtungsfähig ist. Wenn seine Fortpflanzungskraft hinreichte, um sich zu entwickeln, wieso kann es dann auch befruchtet werden, und wenn sie nicht hingereicht hätte, wieso kann es sich entwickeln? Und doch kann ein und dasselbe Ei der Biene unbefruchtet oder befruchtet ein neues Thier aus sich hervorgehen lassen, und man kann auch dadurch diesem Dilemma nicht entchlüpfen, dass man die weitere, ebenfalls nicht zu beweisende Annahme macht, zur Entwicklung eines männlichen Thieres gehöre weniger Fortpflanzungskraft als zu der eines weiblichen. Allerdings gehen aus den unbefruchteten Eiern der Biene die Männchen, aus den befruchteten die Weibchen hervor, aber bei andern Arten verhält es sich umgekehrt, oder die Befruchtung steht in gar keiner Beziehung zum Geschlecht.

Wenn aber die blosse Thatsache der Parthenogenese — wie mir wenigstens scheint — genügt, um die Verjüngungstheorie zu widerlegen, so soll doch nicht unerwähnt bleiben, dass bei manchen Arten die parthenogenetische Fortpflanzung heute — wir wissen nicht, seit wie langer Zeit — die einzige Fortpflanzungsform ist, ohne dass wir auch nur die geringste Abnahme in der Fruchtbarkeit der betreffenden Arten bemerken könnten.

Aus allen diesen Erwägungen geht wohl hervor, dass

weder die jetzige, noch die ursprüngliche Bedeutung der Conjugation die eines „Verjüngungsprocesses“ in dem oben bezeichneten Sinn gewesen sein kann, und es fragt sich, welche andere Bedeutung der Process in seinen ersten Anfängen gehabt haben mag?

Rolph¹⁾ sprach vor längerer Zeit den Gedanken aus, die Conjugation sei eine Art der Ernährung; die zwei zusammenfliessenden Individuen verzehrten sich gewissermaassen. Auch Cienkowski²⁾ will in der Conjugation nur eine beschleunigte Assimilation sehen. Allein zwischen dem Vorgang der Conjugation und dem der Ernährung besteht nicht nur ein wesentlicher Unterschied, sondern gradezu ein Gegensatz! Hensen³⁾ bemerkte zu der Cienkowski'schen Ansicht sehr richtig: „Die Verschmelzung an sich ist noch keine beschleunigte Ernährung, weil selbst dann, wenn sich beide Individuen dabei ernähren wollten, doch keines von Beiden dabei ernährt wird, solange nicht das eine oder andere untergeht und dann wirklich gefressen wird.“ Damit ein Thier einem andern zur Nahrung diene, muss es getödtet, in flüssige, gelöste Form gebracht und schliesslich assimilirt werden, hier aber treten die zwei Protoplasma-Leiber aneinander, und verschmelzen zusammen, ohne dass eins von ihnen in gelöste Form überginge. Zwei Idioplasmen mit allen in ihnen enthaltenen Vererbungstendenzen vereinigen sich. Wenn aber auch gewiss keine Ernährung im eigentlichen Sinne hier stattfindet, insofern keines der beiden Thiere durch die Verschmelzung ein Plus von gelöster Nahrung erhält, so muss doch nach einer Richtung hin die Folge der Verschmelzung eine ähnliche sein, wie sie auch durch Ernährung und Wachsthum eintreten würde: Die Körpermasse vermehrt sich und zugleich die Gesamtmenge der an sie gebundenen Kräfte, und es ist nicht undenkbar, dass auf diese

¹⁾ Rolph, „Biologische Probleme“. Leipzig 1882.

²⁾ Cienkowski, Arch. f. mikr. Anat. IX, p. 47. 1873.

³⁾ Hensen, „Physiologie der Zeugung“. p. 139.

Weise Leistungen ermöglicht werden, die unter den speciellen, grade obwaltenden Verhältnissen ohnedies nicht hätten eintreten können.

In dieser Richtung wird man wenigstens zu suchen haben, wenn man die ursprüngliche Bedeutung der Conjugation und damit zugleich ihre phyletische Entstehung erforschen will. Soll aber jetzt schon eine vorläufige Formel für diese erste Wirkung und Bedeutung der Conjugation gegeben werden, so würde ich sagen: die Conjugation ist ursprünglich eine Stärkung der Kräfte des Organismus in Bezug auf Vermehrung, welche dann eintrat, wenn aus äussern Gründen (Luft, Wärme, Nahrungsmangel u. s. w.) das Heranwachsen des Einzelthiers zu der dazu erforderlichen Grösse nicht möglich war.

Dies kann nicht etwa als gleichbedeutend mit „Verjüngung“ betrachtet werden, denn diese soll nothwendig zur Erhaltung der Fortpflanzung sein und müsste somit ganz unabhängig von äussern Umständen periodisch eintreten, während in meinen Augen die Conjugation ursprünglich nur unter ungünstigen Lebensbedingungen eintrat und der Art über diese hinweg half.

Welches nun aber auch die ursprüngliche Bedeutung der Conjugation gewesen sein mag, bei den höheren Protozoen scheint dieselbe schon ganz in den Hintergrund getreten zu sein. Darauf deutet schon die Veränderung im Verlauf des Processes selbst. Verschmelzen doch höhere Infusorien in der Conjugation in der Regel nicht vollständig und dauernd miteinander¹⁾, wie dies niedere Protozoen thun. Es scheint mir möglich, ja wahrscheinlich, dass bei diesen der Vorgang schon die volle Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung hat und nur noch als Variabilitätsquelle in Betracht kommt.

Mag sich dies aber so verhalten oder nicht, so viel scheint mir sicher, dass, sobald einmal Metazoën und Metaphyten bestanden, welche von den Einzelligen her die sexuelle

¹⁾ Bei der sogenannten „knospenförmigen Conjugation der Vorticellinen, Trichodinen u. s. w. findet Verschmelzung statt.

Fortpflanzung überkommen hatten, diese nicht wieder auf die Dauer verloren gehen konnte.

Wir wissen ja, dass Charaktere und Einrichtungen, die schon in einer Reihe von Ahnen bestanden haben, mit ungemeiner Zähigkeit weiter vererbt werden, auch wenn sie von einem unmittelbaren Nutzen für den Träger nicht sind; die rudimentären Organe der verschiedensten Thiere und nicht zum wenigsten des Menschen geben uns davon eindringliches Zeugniß. Hat doch noch die jüngste Zeit wieder einen solchen Fall ans Licht gebracht, ich meine den Nachweis eines sechsten Fingers beim menschlichen Embryo¹⁾, eines Theils, der schon seit der Entstehung der Amphibien nur noch als Rudiment fortgeführt wurde²⁾. Ueberaus langsam nur werden überflüssige Organe rudimentär, und ungeheure Zeiträume müssen vergehen, ehe sie vollständig geschwunden sind. Je älter aber ein Charakter ist, um so unverilgbarer ist er dem Organismus eingepägt. Darauf beruht ja eben das, was oben als „physische Constitution der Art“ bezeichnet wurde, das Ensemble von vererbten und einander angepassten, zu einem harmonischen Ganzen verwebten Charakteren. Diese spezifische Natur des Organismus ist es, welche in andrer Weise reagiren lässt gegen äussere Einflüsse, als irgend einen andern Organismus, welche es bedingt, dass er nicht in jeder beliebigen Weise sich verändern kann, sondern dass zwar sehr zahlreiche, aber doch nur bestimmte Variations-Möglichkeiten für ihn gegeben sind. Darauf beruht es ferner, dass nicht Charaktere aus der Constitution einer Art beliebig herausgenommen und andre dafür eingesetzt werden können. Variationen eines Wirbelthiers ohne Wirbel-

¹⁾ Vergl. 1. Bardeleben, „Zur Entwicklung der Fusswurzel“, Sitzungsber. d. Jen. Gesellschaft. Jahrg. 1885, 6. Febr., u. Verhandl. d. Naturforscherversammlung zu Strassburg, 1885, p. 203. 2. G. Baur, „Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Wirbelthiere“, Zool. Anzeiger, 1885, p. 326 u. 486.

²⁾ Bei Fröschen existirt die sechste Zehe an den Hinterfüssen als rudimentärer Praehallux. Vergl. Born, Morpholog. Jahrbuch, Bd. I, 1876.

säule oder feste Achse können nicht vorkommen, nicht deshalb, weil die Wirbelsäule als Stütze des Körpers unentbehrlich ist, sondern vielmehr deshalb, weil dieser Charakter seit undenklichen Zeiten vererbt und dadurch so befestigt ist, dass eine Variation desselben in irgend einem höheren, die Existenz des Organs bedrohenden Grade überhaupt nicht mehr vorkommen kann. Grade die Auffassung von der Entstehung der erblichen Variabilität durch die amphigone Fortpflanzung macht es klar, dass der Organismus gewissermaassen nur an seiner Oberfläche im Schwanken erhalten wird, während die von langerher ererbten Grundfesten seiner Constitution dadurch nicht berührt werden.

So wird auch die sexuelle Fortpflanzung selbst, nachdem sie einmal ungezählte Protozoen-Generationen und -Arten hindurch in Form der Conjugation bestanden hatte, nicht wieder aufgehört haben, auch wenn der ursprünglich damit verknüpfte physiologische Effect an Wichtigkeit verlor oder ganz in den Hintergrund trat. Sie konnte aber um so weniger aufgegeben werden, wenn durch sie allein der unermessliche Vorthail der Anpassungsfähigkeit der Art an neue Existenzbedingungen beibehalten werden konnte. Was unter den niederen Protisten auch ohne Amphigonie erreichbar war, die Bildung neuer Arten, das war bei den Metazoen und Metaphyten nur noch mit ihr zu erreichen. Erbliche Verschiedenheiten der Individuen konnten nur noch auf diesem Wege entstehen und sich erhalten. Aus diesem Grunde konnte die Amphigonie nicht wieder verschwinden; denn jede Art, die sie beibehielt, musste den andern, denen sie etwa verloren gegangen war, überlegen sein und sie im Laufe der Zeiten verdrängen, denn nur sie konnten sich den wechselnden Bedingungen der Existenz fügen, sich neuen Verhältnissen anpassen. Je länger aber die sexuelle Fortpflanzung andauerte, um so fester musste sie sich der Art-Constitution einfügen, um so schwerer konnte sie wieder verloren gehen.

Dennoch ist sie in einzelnen Fällen verloren gegangen,

wenn auch zunächst nur in bestimmten Generationen. So wechseln bei den Blattläusen und bei manchen niederen Krustern Generationen mit parthenogenetischer Fortpflanzung mit solchen ab, die sich noch auf sexuellem Wege fortpflanzen. In den meisten Fällen aber lässt sich einsehen, dass hier ein bedeutender Nutzen aus dem theilweisen Wegfall der Amphigonie für die Existenzfähigkeit der Art entsprang; durch die partielle Parthenogenese konnte in gegebener Zeit eine ungleich stärkere Vermehrung der Individuenzahl erreicht werden, und diese ist bei den eigenthümlichen Existenzbedingungen dieser Arten von entscheidender Bedeutung. Eine Krusterart, die in rasch austrocknenden Pfützen lebt und aus Dauereiern hervorgeht, die im Schlamm eingetrocknet lagen, hat meist nur eine sehr kurze Spanne Zeit zur Verfügung, um die Existenz einer folgenden Generation zu sichern. Die wenigen Dauereier, welche den Nachstellungen zahlreicher Feinde entgangen sind, schlüpfen aus bei der ersten niedergefallenen Regenmenge; sie wachsen in wenigen Tagen heran und pflanzen sich nun als „Jungfern-Weibchen“ in rascher Folge fort. Ihre Nachkommen desgleichen, und so entsteht in kurzer Zeit eine unglaubliche Menge von Individuen, die nun auf geschlechtlichem Wege wieder Dauereier erzeugen. Wenn dann auch die Pfütze wieder austrocknet, so ist dennoch die Existenz der Colonie gesichert, denn bei der enormen Zahl von Thieren, die Dauereier erzeugten, ist auch die Zahl der Dauereier eine überaus grosse, und aller Zerstörung zum Trotz werden immer noch genug übrig bleiben, um später eine neue Generation entstehen zu lassen. Die sexuelle Fortpflanzung ist also hier nicht etwa zufällig oder aus inneren Gründen, sondern aus ganz bestimmten äusseren Zweckmässigkeitsgründen aufgegeben worden.

Es gibt aber auch einzelne Fälle, in denen die sexuelle Fortpflanzung ganz ausgefallen ist und Parthenogenese die einzige Form der Fortpflanzung bildet. Im Thierreich sind das vorwiegend solche Arten, bei deren nächsten Verwandten wir den eben besprochenen Wechsel von Parthenogenese und

Amphigonie beobachten, manche Gallwespen und Blattläuse, auch einzelne Kruster des süßen und salzigen Wassers. Man kann sich vorstellen, dass sie aus jenen Fällen mit Wechselfortpflanzung hervorgegangen sind durch Ausfall der amphigonen Generation.

Aus welchen Motiven dies geschah, ist im einzelnen Fall nicht immer ganz leicht auszumachen, doch werden im Allgemeinen hier dieselben Momente in Betracht gekommen sein, welche auch die erste Einführung der Parthenogenese veranlassten. Wenn eine Crustaceen-Art mit der eben kurz skizzierten Wechselfortpflanzung (Heterogonie) in noch höherem Grade als bisher von Feinden decimirt würde, so würde offenbar in einer noch mehr gesteigerten Fruchtbarkeit der drohenden Vernichtung Schach geboten werden können. Diese aber würde durch reine Parthenogenese erreicht werden können (5), indem dadurch die Zahl der eierproducirenden Individuen der bisherigen Geschlechts-Generationen auf das Doppelte der bisherigen Zahl vermehrt würden.

In gewissem Sinne wäre dies das letzte und äusserste Mittel, durch welches eine Art ihre Existenz sichern könnte, ein Mittel, welches sie aber später einmal theuer zu bezahlen haben würde. Denn wenn meine Ansicht über die Ursachen der erblichen individuellen Variabilität richtig ist, dann müssen alle solche Arten mit rein parthenogenetischer Fortpflanzung auf den Aussterbe-Etat gesetzt sein, nicht in dem Sinn, dass sie unter den jetzt herrschenden Lebensbedingungen aussterben müssten, wohl aber in dem, dass sie unfähig sind, sich neuen Lebensbedingungen anzupassen, sich in neue Arten umzuwandeln. Sie können Selectionsprocesse nicht mehr eingehen, weil sie durch den Verlust der sexuellen Fortpflanzung die Möglichkeit verloren haben, die erblichen individuellen Charaktere, welche bei ihnen vorkommen, zu mischen und zu steigern¹⁾.

¹⁾ Vergleiche in Aufsatz XII den Abschnitt „Vererbung bei parthenogenetischer Fortpflanzung“. W. 1892.

Die Thatsachen — soweit solche vorliegen — bestätigen diesen Schluss, denn wir begegnen nirgends ganzen Gruppen von Arten oder Gattungen, die sich rein parthenogenetisch fortpflanzten. Dies müsste aber der Fall sein, wenn jemals Parthenogenese durch ganze Artfolgen hindurch die alleinige Fortpflanzungsform gewesen wäre. Wir finden sie immer nur sporadisch und unter solchen Verhältnissen, die uns schliessen lassen, dass sie erst bei der betreffenden Art zur ausschliesslichen Herrschaft gelangt sei. So verhält es sich bei den Thieren, und bei den Pflanzen bildet die von de Bary entdeckte Apogamie einer einzelnen Varietät einer Farnart einen genau entsprechenden Fall.

Es gibt schliesslich noch eine Gruppe von Thatsachen ganz anderer Art, welche, soweit wir heute urtheilen können, mit meiner Auffassung von der Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung stimmen und als eine Stütze derselben aufgeführt werden können. Ich meine das Verhalten functionsloser Organe bei Arten mit parthenogenetischer Fortpflanzung.

Unter der Voraussetzung, dass erworbene Charaktere nicht vererbt werden — und dies ist die Grundlage der hier entwickelten Ansichten — können Organe, die nicht mehr gebraucht werden, nicht auf dem direkten Wege rudimentär werden, wie man sich es bisher vorstellte. Wohl nimmt das nicht functionirende Organ an Stärke und Ausbildungsgrad ab in dem Individuum, welches dasselbe nicht gebraucht, allein die erworbene Verschlechterung desselben vererbt sich nicht auf die Nachkommen. Die Erklärung für das thatsächlich feststehende Rudimentärwerden nicht mehr gebrauchter Theile muss somit auf einem andern Wege versucht werden. Man wird dabei von dem Gesichtspunkt ausgehen müssen, dass neue Formen nicht nur durch Selection geschaffen werden, sondern auch erhalten. Damit ein Theil des Körpers bei irgend einer Art auf der Höhe seiner Leistungen erhalten werde, müssen alle Individuen, welche ihn in minder vollkommener Weise besitzen, von der

Fortpflanzung ausgeschlossen werden, d. h. sie müssen im Kampf ums Dasein unterliegen. Oder um ein bestimmtes Beispiel zu geben: bei einer Art, die, wie etwa Raubvögel, in ihrem Nahrungserwerb von der Schärfe ihres Sehorgans abhängen, werden unausgesetzt alle minder scharfsichtigen Vögel ¹⁾ ausgemerzt werden müssen, weil sie die Wettbewerbung um die Nahrung mit den höchst scharfsichtigen nicht aushalten können. Sie gehen zu Grunde, ehe sie zur Fortpflanzung gelangt sind, und ihre minder guten Sehorgane werden nicht weiter vererbt. Auf diese Weise erhält sich die Scharfsichtigkeit der Raubvögel auf der grösstmöglichen Höhe. Sobald nun aber ein Organ nicht mehr gebraucht wird, hört diese unausgesetzte Auslese der Individuen mit den besten Organen auf, und es tritt das ein, was ich als Panmixie bezeichne. Jetzt gelangen nicht mehr bloß die auserlesenen Individuen mit den besten Organen zur Fortpflanzung, sondern ebensowohl auch solche mit minder guten. Eine Vermischung aller überhaupt vorkommenden Gütegrade des Organs muss die unausbleibliche Folge sein, und somit auch im Laufe der Zeit eine durchschnittliche Verschlechterung des betreffenden Organs. So wird eine Art, die sich in lichtlose Höhlen zurückgezogen hat, nothwendig nach und nach schlechtere Augen bekommen, da kein Fehler im Bau dieses Organs, der in Folge der individuellen Variation einmal vorkommt, corrigirt wird, sondern ein jeder sich weiter forterben und befestigen kann. Dies muss um so mehr geschehen, als die Nachbar-Organen, die ja alle für das Leben des Thieres von Bedeutung sind, an Stärke gewinnen, was das functionslose Organ an Raum und Nahrungsstoffen verliert. Da nun auf jeder Stufe rückschreitender Umbildung immer wieder individuelle Schwankungen des Organs vorkommen, so wird

¹⁾ Ich wiederhole hier das Beispiel, welches ich schon früher bei dem ersten Versuch, die Wirkungen der Panmixie klar zu legen, gewählt habe. Vergl. Aufsatz II.

das Sinken desselben von seiner ursprünglichen Höhe sehr langsam zwar, aber ganz sicher so lange fortgehen müssen, bis auch der letzte Rest desselben geschwunden ist. Wie ungeheuer langsam dies vor sich geht, das zeigen ja zahlreiche Fälle von rudimentären Organen, der oben erwähnte embryonale sechste Finger des Menschen so gut, als die im Fleisch steckenden Hinterbeine der Wale, oder die embryonalen Zahnkeime derselben Thiere. Ich glaube, dass grade die enorme Langsamkeit dieses allmäligen Schwindens functionsloser Organe viel besser mit meiner Auffassung stimmt als mit der bisherigen. Denn der Effect des Nichtgebrauchs eines Organs ist im Laufe eines Einzellebens schon ein recht beträchtlicher. Uebertrüge er sich, selbst nur in Abschwächung, direkt auf die Nachkommen, so müsste ein Organ schon in hundert, geschweige in tausend Generationen auf ein Minimum reducirt sein. Und wie viel Millionen von Generationen mögen vergangen sein, seit etwa die Bartenwale ihre Zähne nicht mehr gebraucht und durch die Fischbeinbarten ersetzt haben? Wir wissen es nicht ziffermässig, aber die ganze Masse der Tertiärgebirge ist seit jener Zeit von den älteren Schichten als Schlamm abgeschwemmt, ins Meer versenkt, gehoben und zum grossen Theil wieder abgeschwemmt worden.

Wenn nun diese Ansicht von den Ursachen der Verkümmernng nichtgebrauchter Organe als richtig angenommen werden darf, dann folgt daraus, dass rudimentäre Organe nur bei Arten mit sexueller Fortpflanzung vorkommen können, nicht bei solchen mit ausschliesslich parthenogenetischer Fortpflanzung. Denn Variabilität beruht nach meiner Auffassung auf der sexuellen Fortpflanzung, das Verkümmern eines nicht mehr gebrauchten Organs aber beruht sogut auf der Variabilität desselben, wie irgend eine Veränderung in aufsteigender Richtung. Aus doppeltem Grunde müssen wir also erwarten, dass Organe, welche nicht mehr gebraucht werden, bei Arten mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung unverkümmert bleiben: erstens, weil überhaupt nur ein sehr geringer Grad von vererbbarer Variabilität vorhanden

sein kann, soweit nämlich ein solcher aus der Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung der Vorfahren sich weitergeerbt hat, und zweitens, weil selbst diese geringe Variabilität nicht zur Vermischung kommt, weil Panmixie nicht eintreten kann.

Es scheint sich nun wirklich so zu verhalten, wie die Theorie es verlangt: bei parthenogenetisch sich fortpflanzenden Arten werden überflüssige Organe nicht rudimentär. Soweit meine Erfahrungen reichen, verkümmert z. B. die Samentasche, das Receptaculum seminis, nicht, obgleich es doch bei der Parthenogenese völlig ausser Function gesetzt ist. Ich lege kein grosses Gewicht dem Umstand bei, dass die Psychiden und Solenobien, Schmetterlinge, deren parthenogenetische Fortpflanzung durch Siebold und Leuckart festgestellt wurde, noch den vollständigen weiblichen Geschlechtsapparat besitzen, weil bei diesen Arten hier und da noch Colonien mit Männchen vorkommen. Wenn auch die meisten Colonien rein weibliche sind, so weist doch das Vorkommen von Männchen in andern darauf hin, dass die Eingeschlechtlichkeit der ersteren noch nicht von sehr langer Dauer sein kann. Der Process der Umwandlung der Art aus einer zweigeschlechtlichen in eine eingeschlechtliche, nur aus Weibchen bestehende, ist hier noch nicht überall zum Abschluss gelangt, er ist noch in Gang.

Aehnlich verhält es sich mit mehreren Arten von Gallwespen, die sich durch Parthenogenese fortpflanzen. Auch hier kommen noch einzelne Männchen vor, und zwar nicht blos in einzelnen Colonien, sondern überall. So zählte Adler bei der gewöhnlichen Rosen-Gallwespe sieben Männchen auf 664 Weibchen ¹⁾).

Dagegen scheinen bei einigen Muschelkrebsschen (Ostracoden) die Männchen völlig zu fehlen, wenigstens habe ich mich seit Jahren vergeblich bemüht, sie irgendwo, oder zu irgend einer Jahreszeit aufzufinden ²⁾).

¹⁾ Adler, Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. XXXV, 1881.

²⁾ Vergleiche meinen Aufsatz: „Parthenogenese bei den Ostracoden“ im „Zool. Anzeiger“, 1880, p. 82. Derartige negative Befunde wiegen

Dahin gehört *Cypris vidua* und *Cypris reptans*. Trotzdem nun hier die Umwandlung der früher zweigeschlechtlichen Art zu rein weiblichen Arten abgeschlossen zu sein scheint ¹⁾, besitzen die Weibchen doch noch die grosse, birnförmige Samentasche mit ihrem langen, in vielen Spiralwindungen aufgerollten, mit starkem Drüsenbelag versehenen Stiel. Dies ist um so auffallender, als grade bei den Muschelkrebschen dieser Apparat sehr complicirt ist, also rückläufige Veränderungen desselben leicht zu bemerken wären. Auch bei den Rindenläusen (*Chermes*) ist die Samentasche den Weibchen unverkümmert geblieben, obwohl hier die Männchen ganz zu fehlen scheinen, wenigstens trotz der vereinten Anstrengungen mehrerer scharfsichtiger Beobachter nicht aufgefunden werden konnten. Ganz anders verhält es sich dagegen bei Arten von Wechselfortpflanzung. Den Sommerweibchen der Blattläuse ist die Samentasche verloren gegangen, aber bei diesen Insekten hat die geschlechtliche Fortpflanzung nicht aufgehört, sondern wechselt regelmässig ab mit der Jungfernzeugung.

Gewiss ist auch dieser Beweis für die Richtigkeit meiner Auffassung der sexuellen Fortpflanzung kein absoluter, vielmehr nur ein Wahrscheinlichkeits-Beweis. Mehr lässt sich zur Zeit überhaupt noch nicht geben, dazu sind wir noch nicht reich genug an Thatsachen, von denen viele erst aufgesucht werden können, nachdem die Frage einmal gestellt ist. Es handelt sich hier um verwickelte Erscheinungen,

sonst nicht schwer, und mit Recht. Hier aber verhält es sich anders, weil die Anwesenheit von Männchen in einer Colonie von Muschelkrebsen auf indirektem Wege sehr leicht festzustellen ist. Sobald eine Colonie überhaupt Männchen enthält, findet man die Samentasche aller reifen Weibchen mit Samen gefüllt, und umgekehrt kann man völlig sicher sein, dass die Männchen fehlen, wenn man in der Samentasche einer Anzahl von reifen Weibchen keinen Samen gefunden hat.

¹⁾ Völlige Sicherheit können wir darüber desshalb nicht haben, weil es ja denkbar ist, dass in andern als den untersuchten Colonien noch Männchen vorkommen.

deren Erkenntniss wir uns nicht auf einmal, sondern nur allmählig nähern können.

So viel hoffe ich indessen doch gezeigt zu haben, dass die Selectionstheorie keineswegs unvereinbar ist mit dem Gedanken von der „Continuität des Keimplasmas“ und weiter, dass — sobald wir diesen Gedanken als richtig annehmen — die sexuelle Fortpflanzung in einem ganz neuen Licht erscheint, einen Sinn bekommt, gewissermaassen verständlich wird.

Die Zeit ist vorüber, in der man glaubte, durch das blosses Sammeln von Thatsachen die Wissenschaft vorwärts zu bringen. Wir wissen, dass es nicht darauf ankommt, möglichst viele beliebige Facta aufzuhäufen, gewissermaassen einen Catalog der Thatsachen anzulegen, sondern dass es sich darum handelt, solche Thatsachen festzustellen, deren Verbindung durch den Gedanken uns in den Stand setzt, irgend einen Grad von Einsicht in irgend einen Naturvorgang zu erlangen. Um aber zu wissen, auf welche neue Feststellungen es zunächst ankommt, ist es unerlässlich, das, was wir bereits davon besitzen, zu ordnen, zusammenzufassen und zu einer theoretisch begründeten Gesamtauffassung zu verbinden. Das ist es, was ich heute versucht habe zu thun.

Aber handelt es sich hier nicht vielleicht um viel zu verwickelte Erscheinungen, als dass wir sie jetzt schon in Angriff nehmen dürften, sollten wir nicht ruhig warten, bis erst die einfacheren Erscheinungen in ihre Componenten zerlegt sein werden, und ist die Mühe und Arbeit, die wir uns gegenüber solchen Fragen, wie der von der Vererbung oder der Umwandlung der Arten geben, nicht nutzlos und verloren?

Allerdings hört man gar manchmal solche Aeusserungen; ich glaube aber, sie beruhen auf einer Unklarheit über die Methode der Naturforschung, welche die Menschheit bisher eingehalten hat und welche somit doch wohl in den natürlichen Beziehungen begründet ist, in welchen wir zur Natur stehen.

Man vergleicht nicht selten die Wissenschaft mit einem Gebäude, welches in solidester Weise aufgeführt werde, indem man Stein auf Stein, Thatsache auf Thatsache lege und so allmähig zu immer grösserer Höhe und Vollendung emporsteige. Bis zu einem gewissen Punkt trifft ja auch dieser Vergleich zu, aber er lässt doch leicht übersehen, dass dies Gebäude an keiner Stelle den Boden berührt, dass es für jetzt mindestens noch vollständig in der Luft schwebt. Denn keine einzige Wissenschaft, auch die Physik nicht, hat ihren Bau von unten angefangen, vielmehr haben sie alle mehr oder weniger hoch oben in der Luft begonnen und dann weiter nach unten gebaut; den Erdboden aber hat auch die Physik noch nicht erreicht, die ja gerade über das Wesen der Materie und der Kraft noch am aller unsichersten ist. Wir können bei keiner Erscheinungsgruppe mit der Erforschung ihres letzten Grundes anfangen, weil uns grade hier die Mittel zur Erkenntniss versagen; wir können nicht vom Einfachen anfangen und zum Complicirten fortschreiten, nicht synthetisch und deductiv verfahren und die Erscheinungen von unten an aufbauen, sondern analytisch und inductiv von oben nach unten; wenigstens doch im Grossen und Ganzen.

Das ist ja auch unbestritten, aber es wird doch oft vergessen, wie der vorhin berührte Einwurf beweist. Dürften wir die verwickelten Erscheinungen erst dann in Angriff nehmen, wenn wir die einfacheren vollständig — soweit dies möglich — erkannt hätten, dann müssten wir sammt und sonders Physiker und Chemiker werden und erst, wenn wir mit Physik und Chemie vollständig fertig wären, dürften wir zur Erforschung der lebenden Natur übergehen. Dann dürfte es auch heute noch keine wissenschaftliche Medicin geben, da doch die pathologische Physiologie nicht angefangen werden könnte, ehe nicht die normale Physiologie fertig wäre. Und wie Manches verdankt doch die normale Physiologie der pathologischen, ein Beispiel, dass es nicht nur erlaubt, sondern in hohem Grade vortheilhaft ist, wenn

die verschiedenen Erscheinungskreise gleichzeitig bearbeitet werden.

Wo wäre ferner — wenn wir den Weg vom Einfachen zum Zusammengesetzteren überall einzuhalten hätten — die Descendenzlehre, deren Einfluss unsere Erkenntniss auf biologischem Gebiet in geradezu unermesslicher Weise gefördert hat?

Aber unter der oft gehörten Forderung, man solle so complicirte Erscheinungen, wie z. B. die Vererbung, jetzt noch nicht in Angriff nehmen, verbirgt sich noch eine andere Unklarheit, nämlich die, als sei eine Thatsache desshalb unsicherer, weil ihre Ursachen sehr verwickelte, für uns zunächst noch nicht übersehbare sind. Aber ist es denn weniger sicher, dass aus dem Ei eines Adlers wieder ein Adler wird, oder dass die Eigenthümlichkeiten des Vaters und der Mutter auf das Kind übertragen werden, als dass ein Stein zu Boden fällt, wenn er nicht unterstützt wird? Und lässt sich nicht aus der Thatsache, dass der Vererbungsantheil von Vater und Mutter ganz oder nahezu gleich ist, ein ganz bestimmter und sicherer Schluss ziehen auf die Menge der wirksamen Substanz in den beiderlei Keimzellen? Oder ist es nutzlos, dergleichen Schlüsse zu ziehen? ist es nicht vielmehr der einzige Weg, auf dem wir allmählig in die Tiefe der Erscheinungen hinabsteigen können?

Nein! Die Wissenschaft vom Lebendigen hat nicht zu warten, bis Physik und Chemie fertig sind, und die Erforschung der Vererbungsvorgänge hat nicht zu warten, bis die Physiologie der Zelle fertig ist. Ich möchte die Wissenschaft im Ganzen eher einem Bergwerk vergleichen, das zur Aufgabe hat, ein ausgedehntes und vielfach verzweigtes Erzlager aufzuschliessen. Es wird nicht nur von einem Punkt, sondern von vielen zugleich in Angriff genommen. Von gewissen Stellen aus kommt man rascher auf die tieferen Erzgänge, von anderen kann man nur die oberflächlicheren erreichen, von allen aber wird irgend eine Strecke des complicirten Ganzen klar gelegt. Je vielfacher die Angriffspunkte sind,

um so vollständiger wird die Kenntniss werden, die man von dem Ganzen erlangt, und überall ist werthvolle Einsicht zu erreichen, wenn nur mit Umsicht und Ausdauer gearbeitet wird.

Aber eben die Umsicht gehört auch dazu; oder um aus dem Bilde zu treten: das Verbinden der Thatsachen durch den Gedanken. So wenig Theorien werth sind ohne festen Boden, so wenig sind Thatsachen werth, die zusammenhangslos nebeneinander liegen. Ohne Hypothese und Theorie gibt es keine Naturforschung. Sie sind das Senkblei, mit dem wir die Tiefe des Oceans unverstandener Erscheinungen untersuchen, um danach den ferneren Kurs unseres Forschungsschiffes zu bestimmen. Sie geben uns kein absolutes Wissen, aber sie geben uns den Grad von Einsicht, der augenblicklich möglich ist. Ohne Leitung theoretischer Anschauungen aber weiter forschen, heisst soviel, als im dicken Nebel auf gut Glück weiter gehen ohne Weg und ohne Compass. Man kommt auch auf diese Weise wohin, aber ob in eine Steinwüste unverständlicher Thatsachen, oder in das geordnete System klarer, zusammenhängender, nach einem Ziel führender Wege, das ist dann Sache des Zufalls, der in den meisten Fällen gegen uns entscheidet.

In diesem Sinne mögen Sie auch den Wegweiser oder Compass des Gedankens, den ich Ihnen heute vorlegte, aufnehmen. Sollte ihm auch bestimmt sein, später durch einen besseren ersetzt zu werden; wenn er nur im Stande ist, die Forschung ein Stück weiter zu führen, so hat er seinen Zweck erfüllt.



ZUSÄTZE.

1. Ein Beweis gegen die Umwandlung aus inneren Gründen ¹⁾.

Wenn Nägeli's Anschauung von der in den Organismen selbst liegenden treibenden Umwandlungsursache als „phyletische Umwandlungskraft“ bezeichnet wurde, so soll damit nicht gesagt sein, dass dieselbe etwa jenen mystischen Principien zuzurechnen sei, welche nach Anderen als „das Unbewusste“ oder unter irgend einem sonstigen Titel die Direction der Transmutationen übernehmen sollten. Das sich von innen heraus verändernde „Idioplasma“ Nägeli's ist im Gegentheil durchaus als naturwissenschaftliches, d. h. mechanisch wirkendes Princip gedacht; es ist theoretisch unzweifelhaft vorstellbar, es fragt sich nur, ob es in Wirklichkeit so existirt. Nach Nägeli stellt „die wachsende organische Substanz“ (eben das „Idioplasma“) „nicht nur ein Perpetuum mobile dar, insofern der Substanz ohne Ende Kraft und Stoff von aussen geboten wird“ zum unausgesetzten Fortwachsen, „sondern auch durch innere Ursachen ein Perpetuum variable“ (a. a. O. p. 118). Gerade dies ist aber fraglich, ob es die Struktur des Idioplasmas selbst ist, welche es zwingt, sich im Laufe seines Wachstums allmählig zu verändern, oder ob nicht vielmehr die äusseren Bedingungen es sind, welche das in kleinen Amplitüden hin und her schwankende Idioplasma durch Summirung dieser kleinen Unterschiede in bestimmter Richtung zur Veränderung zwingt. Im Text wurde schon gezeigt, dass wir mit der Nägeli'schen Annahme Nichts gewinnen, weil das Haupträthsel, welches uns die organische Natur zu lösen aufgibt, die Anpassung dabei ungelöst bleibt. Diese Theorie erklärt also die

¹⁾ Zusatz zu pag. 5.

Erscheinungen nicht: ich glaube, es lässt sich aber auch zeigen, dass sie mit Thatsachen im Widerspruch steht.

Wenn das Idioplasma wirklich die ihm von Nägeli zugeschriebene Eigenschaft der spontanen Veränderlichkeit besässe, wenn es sich durch sein Wachsthum selbst allmählig verändern und dadurch neue Arten hervorbringen müsste, dann sollte man erwarten, dass die Lebensdauer der Arten, der Gattungen, Familien u. s. w. nahezu die gleiche sein würde, wenigstens doch bei Formen von gleicher Complication des Baues. Die Zeit, welche das Idioplasma braucht, um sich so weit zu verändern, dass die Umwandlung zur neuen Art erfolgt, müsste bei gleicher Organisationshöhe, oder, was dasselbe ist, bei gleicher Complicirtheit der Molekularstructur des Idioplasmas die gleiche sein. Mir scheint es eine unabweisbare Consequenz aus der Nägeli'schen Annahme zu sein, dass das verändernde Moment allein in dieser Molekularstructur selbst liege. Wenn nichts weiter zur Veränderung des Idioplasmas gehört, als eine bestimmte Wachstumsgrösse desselben — d. h. also eine bestimmte Zeit, während deren sich die Art mit einer bestimmten Intensität fortpflanzt —, dann muss die Veränderung bei jedem Idioplasma nach Erreichung dieser Wachstumsgrösse, oder nach Ablauf dieser Zeit eintreten. Mit andern Worten: die Lebensdauer einer Art von ihrer Entstehung durch Umwandlung aus einer älteren Art bis zu ihrer Umwandlung in eine neue muss bei Arten von gleicher Organisationshöhe die gleiche sein. Dieser Folgerung aus dem Nägeli'schen Princip entsprechen aber die Thatsache durchaus nicht. Die Lebensdauer der Arten ist eine überaus verschiedene. Manche entstehen und vergehen wieder innerhalb einer einzigen geologischen Formation, andere dauern mehrere Formationen hindurch, wieder andere sind nur auf einzelne Abtheilungen einer Formation beschränkt. Nun kann man ja allerdings die Organisationshöhe einer Art nicht so genau abschätzen, die Unterschiede könnten also auf Ungleichheiten in der Organisationshöhe beruhen, oder auch vielleicht darauf beruhen, dass es Arten gäbe, die überhaupt nicht mehr umwandlungsfähig sind, und die nun, ohne sich weiter umzuformen, unter günstigen äussern Verhältnissen noch ungemessene Zeiträume weiter leben könnten; das wäre aber eine weitere Hypothese, und zwar eine, die mit der ersten Hypothese von der nothwendig in der Molekularstructur begründeten Veränderlichkeit des Idioplasmas durch das Wachsthum allein in direktem Gegensatz stände. Auch sagt Nägeli selbst: „Durch die inneren Ursachen verändert sich die Substanz der Abkömmlinge der Urwesen“ — das heisst also das Idioplasma

— „beständig. auch wenn die Generationenreihe eine unendliche Dauer erreichte“ (a. a. O. p. 118); sonach gibt es also keinen Stillstand in dem Veränderungsprocess des Idioplasmas, so wenig bei der einzelnen Art als bei der Organismenwelt im Ganzen. Man könnte sich auch hinter die Lückenhaftigkeit unserer geologischen Kenntnisse flüchten, allein die Anzahl sicherer Daten ist doch zu gross, und die Thatsache steht fest, dass manche Gattungen, z. B. die Cephalopoden-Gattung Nautilus, vom Silur anfangend durch alle drei geologischen Zeitalter hindurch bis in unsere Tage ausgedauert hat, während alle ihre Verwandte aus dem Silur (Orthoceras, Gomphoceras, Goniatites u. s. w.) schon seit zwei geologischen Zeitaltern ausgestorben sind.

Eine kühne und gewandte Dialektik kann ja gegen alle derartige Argumente immer noch manches einwenden; für einen an und für sich schon ausreichenden Beweis gegen die Selbstveränderlichkeit des Nägeli'schen Idioplasmas will ich deshalb auch die geologischen Thatsachen nicht ausgeben; sie sind dazu in der That nicht vollständig genug. Man könnte ja in dem Fall von Nautilus z. B. nur einwerfen, dass wir hinter das Silur nicht zurückgehen können in Bezug auf Cephalopoden-Schalen, dass es also möglich sei, die silurischen Verwandten des Nautilus hätten schon ebensolange in vorsilurischer Zeit gelebt, als Nautilus in nachsilurischer. Immerhin wird man das mindestens zugeben müssen, dass die Thatsachen der Geologie der Nägeli'schen Hypothese keinen Anhalt gewähren: von einem auch nur annähernd regelmässigem Wechsel der Formen ist keine Spur zu erkennen.

2. Nägeli's Erklärung der Anpassungen¹⁾.

Zur Erklärung der Anpassungen nimmt Nägeli an, dass äussere Einwirkungen unter Umständen geringe bleibende Veränderungen zur Folge haben können. Wenn dann derartige Einwirkungen „während langer Zeiträume beständig in dem gleichen Sinne thätig sind“, so kann sich „die Umstimmung“ — (im Idioplasma) — „zu einer bemerkbaren Grösse steigern, d. h. zu einer Grösse, welche in sichtbaren äussern Merkmalen sich kundgibt“ (pag. 137). Daraus allein resultirt nun noch keine Anpassung, die ja darin besteht, dass die eintretende Abänderung zweckentsprechend ist. Nägeli macht nun geltend, dass äussere Reize häufig ihre „Hauptwirkung grade an der gereizten Stelle geltend machen, und zwar bei einem schädlichen Eingriff in der Weise,

¹⁾ Zusatz zu pag. 6.

dass der Organismus sich bereit macht, denselben abzuwehren. Es findet ein Zudrang von Säften nach der Stelle statt, welche von dem Reiz getroffen wurde, und es treten diejenigen Neubildungen ein, welche geeignet sind, die Integrität des Organismus wiederherzustellen und allenfalls verloren gegangene Theile, soweit es möglich ist, wieder zu ersetzen.“ So beginnt um die verwundete Stelle eines lebenden Pflanzengewebes das gesunde Gewebe zu wuchern und die Wunde mit einer „vielschichtigen undurchdringlichen Korkhaut (Wundkork)“ abzuschliessen und zu schützen u. s. w. Gewiss gibt es zahlreiche derartige zweckmässige Reactionen des Organismus, auch des thierischen. Auch die Verwundungen unseres eigenen Körpers rufen eine Wucherung des umgebenden Gewebes hervor, welche zum Schluss der Wunde führt, und bei Salamandern wächst sogar das abgeschnittene Bein, oder der Schwanz wieder von Neuem. Ja die zweckmässige Beantwortung der Reize geht so weit, dass der hellgrüne, auf hellgrünem Blatt sitzende Laubfrosch dunkelbraun wird, wenn man ihn in dunkle Umgebung bringt. Er passt sich der Farbe seiner Umgebung an und erlangt dadurch Schutz vor seinen Feinden. Es fragt sich nur, ob diese Fähigkeit der Organismen auf gewisse Reize in zweckmässiger Weise zu antworten, primäre, ursprüngliche Eigenschaften der betreffenden Organismen sind. Die Fähigkeit, ihre Hautfarbe der Umgebung entsprechend zu ändern, ist eine wenig verbreitete und beruht z. B. beim Laubfrosch auf einem recht verwickelten Reflex-Mechanismus, darauf nämlich, dass gewisse Farbzellen der Haut mit Nerven in Verbindung stehen¹⁾, welche aus dem Gehirn des Thieres kommen und dort durch Vermittlung von Nervenzellen mit den nervösen Centren des Sehorganes in der Weise zusammenhängen, dass starkes Licht, welches die Netzhaut des Auges trifft, einen Reiz auf sie ausübt, der nun durch die erwähnten Hautnerven nach jenen Farbstoffzellen der Haut hingeleitet wird, diese Zellen zur Zusammenziehung veranlasst und auf diese Weise der Haut die hellgrüne Färbung verleiht. Hört der starke Lichtreiz auf, so dehnen sich die Farbstoffzellen wieder aus und bedingen dadurch eine dunkle Färbung der Haut. Dass die Chromatophoren der Haut hier nicht direkt auf den Lichtreiz reagiren, beweist der Lister'sche Versuch²⁾: geblendete Laubfrösche reagiren nicht mehr auf Licht. Hier liegt es auf der Hand, dass wir es mit einer sekundär erworbenen Eigenschaft des

¹⁾ Vergl. Brücke, „Farbenwechsel des Chamäleon“, Wien. Sitzber. 1851, und Leydig, „Die in Deutschland lebenden Saurier.“ 1872.

²⁾ Philosoph. Transact. Vol. 148, p. 627—644.

betreffenden Organismus zu thun haben; aber es wäre doch erst noch zu beweisen, dass nicht sämtliche von Nägeli angeführte zweckmässige Reactionen der Organismen erworbene Eigenschaften, Anpassungen sind, und keineswegs primäre oder Ur-Eigenschaften der lebenden Substanz.

Gewiss gibt es auch Reactionen der Organismen, die nicht auf Anpassung beruhen, aber diese sind auch gar nicht immer zweckmässige. Sonderbarerweise führt Nägeli unter seinen Beispielen zweckmässiger Reactionen auf äussere Reize auch die Gallenbildung bei Pflanzen an. Man kann aber wohl kaum behaupten, dass die Gallen von irgend welchem Nutzen für die Pflanze seien; sie sind im Gegentheil zuweilen recht schädlich. Nützlich sind sie nur für das Insekt, welches unter dem Schutz und der Ernährung der Galle heranwächst. Es ist durch die neueren vortrefflichen Untersuchungen von Adler in Schleswig¹⁾ und von Beyerinck²⁾ in Delft nachgewiesen worden, dass nicht, wie man früher glaubte, der Stich der eierlegenden Gallwespe den Reiz zur Entwicklung der Galle setzt, sondern vielmehr lediglich die aus dem Ei sich entwickelnde Larve. Die Anwesenheit dieses sich bewegenden kleinen Fremdkörpers reizt die Gewebe der Pflanze in ganz bestimmter Weise und zwar so, wie es für die Larve vortheilhaft ist, nicht für die Pflanze! Für diese würde es vortheilhaft sein, wenn sie den lebendigen Fremdkörper tödtete, ihn ein-kapselte mit einer nahrungslosen Holzschicht, ihn vergiftete mit einem ätzenden Sekret oder auch ihn einfach durch Zellwucherung erdrückte. Aber nichts von alledem geschieht! Die Wucherung indifferenter Zellen, das sog. „Plastem“ Beyerinck's geschieht rund um den noch in der Eihülle eingeschlossenen Embryo, aber nur um ihn herum, nicht in der Richtung gegen ihn, er selbst bleibt frei, und es bildet sich so eine eng ihn umschliessende Höhle, die sog. Larvenkammer. Es ist hier nicht der Ort, darauf einzugehen, wie wir uns etwa vorstellen können, dass die Pflanze hier zu einer ihr selbst mindestens doch indifferenten, oft auch geradezu schädlichen Bildung gezwungen wird, zu einer Bildung, die ihrem Feind zum Nutzen gereicht und aufs Genaueste seinen Bedürfnissen angepasst ist. So viel aber leuchtet ein, dass hier ein Fall von

¹⁾ Adler, „Beiträge zur Naturgeschichte der Cynipiden“, Deutsche entom. Zeitschr. XXI, 1877, p. 209 und: Derselbe, „Ueber den Generationswechsel der Eichen-Gallwespen“, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV, p. 151. 1880.

²⁾ Beyerinck, „Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen“. Verhandl. d. Amsterd. Akad. d. Wiss. 1883. Bd. 22.

selbstschützender Reaction auf den Reiz nicht vorliegt, dass somit keineswegs immer die Reaction des Organismus auf äussere Reize eine für ihn selbst zweckmässige ist.

Wenn man nun aber auch wirklich die vorkommenden zweckmässigen Antworten der Organismen auf Reize als primäre und nicht als erworbene Eigenthümlichkeiten des Organismus ansehen dürfte, so würde dies doch nicht im entferntesten zur Erklärung der thatsächlich vorhandenen Anpassungen ausreichen. Nägeli versucht es, einige specielle, von ihm ausgewählte Fälle mit diesem Princip der „direkten Bewirkung“ zu erklären. Er betrachtet den dicken Haarpelz der Säugethiere kalter Klimate, den Winterpelz von Thieren der gemässigten Zone als direkte Reaction „des Hautorgans“ auf die „Einwirkung der Kälte“, die „Hörner, Krallen, Stosszähne der Thiere als entstanden durch den Reiz, der beim Angriff oder bei der Vertheidigung auf bestimmte Stellen der Körperoberfläche ausgeübt wurde“ (a. a. O. p. 144). Es ist dies dieselbe Erklärung, welche schon im Anfang dieses Jahrhunderts von Lamarck gegeben wurde. Sie klingt noch einigermaassen annehmbar, da ja in der That z. B. das Auftreten eines dichten Pelzes bei den Säugethiern gemässigten Klimas mit der kalten Jahreszeit zusammentrifft. Es fragt sich nur, ob die Fähigkeit der Haut solcher Thiere, beim Eintritt der Kälte eine grössere Anzahl Haare hervorwachsen zu lassen, nicht selbst wieder eine sekundär erworbene Eigenschaft ist, so wie das Grünwerden des Laubfrosches auf den Reiz starken Lichtes hin!

Hierbei handelt es sich aber doch nur um die zahlreichere Hervorbringung schon vorhandener Theile; wie aber soll es möglich gewesen sein, dass die Blumenblätter mit ihren so bestimmten und oft so complicirten Formen sich dadurch aus Staubgefässen entwickelten, dass „die blüthenstaub- und säfteholenden Insekten fortwährend durch Krabbeln und kleine Stiche“ einen Reiz setzten, der eine „Steigerung des Wachstums“ veranlasste! Wie ist es überhaupt möglich, aus einer Steigerung des Wachstums allein die Entstehung einer Bildung zu erklären, an der jeder Theil seine bestimmte Bedeutung hat, seine bestimmte Rolle bei der Anlockung der Insekten, beim Vorgang der durch sie vermittelten Kreuzungsbefruchtung zu spielen hat! und nicht nur die mannigfachen Eigenthümlichkeiten der Form, sondern auch die der Farbe. Warum sind Nachtblumen durch die Insektenkrabbelei weiss geworden, Tagblumen aber bunt, warum findet sich so häufig ein bunter oder glänzender Fleck am Zugang zu dem in der Tiefe versteckt liegenden Honig der Blume, das sog. Saftmal?

Ueberdies giebt es ja noch eine ganze Schaar von Farben- und Form-Anpassungen der auffallendsten Art, bei welchen von einem Reiz gar nicht die Rede sein kann, der auf das betreffende Organ eingewirkt haben könnte. Oder sollte die grüne Raupe, Wanze, Heuschrecke durch das Sitzen im Grünen einem Hautreiz ausgesetzt sein, der in der Haut grünes Pigment erzeugt? Sollte die einem dürrn Zweig ähnliche Stabheuschrecke durch das Sitzen auf solchen Zweigen, oder durch das Ansehen derselben einem umgestaltenden Reiz auf ihren Körper unterliegen? Und wenn man nun vollends an die Fälle eigentlicher Nachäffung denkt, wie kann eine Art von Schmetterlingen dadurch, dass sie in Gemeinschaft mit einer andern Art umherfliegt, einen derartigen Reiz auf diese letztere ausüben, dass sie ihr in Gestalt und Färbung ähnlich wird? Und in vielen Fällen von Nachäffung leben Vorbild und Nachbild nicht einmal immer an denselben Orten! So die Schmetterlinge, Fliegen und Käfer, welche die gefürchteten Wespen nachahmen.

Die Erklärung der Anpassungen ist der schwache Punkt der Nägeli'schen Theorie. Es ist geradezu wunderbar, dass ein so scharfer Denker dies nicht selbst bemerkt hat. Man hat fast den Eindruck, als wollte er die Selectionstheorie nicht verstehen, wenn er z. B. über die gegenseitige Anpassung der Schmetterlings-Rüssel und der Blumen mit röhrenförmiger Blumenkrone Folgendes sagt (p. 150): „Zu den merkwürdigsten und allgemeinsten Anpassungen, die wir an der Gestalt der Blüthen beobachten, gehören die langröhrigen Kronen in Verbindung mit den langen Rüsseln der Insekten, welche im Grunde der engen und langen Röhren Honig holen und dabei die Fremdbestäubung der Pflanzen vermitteln. Beide Einrichtungen haben sich allmähig zu ihrer jetzigen Höhe entwickelt, die langröhrigen Blüthen aus röhrenlosen und kurzröhrigen, die langen aus kurzen Rüsseln. Beide haben sich ohne Zweifel in gleichem Schritt ausgebildet, so dass stets die Länge der beiden Organe ziemlich gleich war.“

Dagegen ist nichts einzuwenden, aber nun folgt weiter: „Wie könnte nun ein solcher Entwicklungsprocess nach der Selectionstheorie erklärt werden, da in jedem Stadium desselben vollkommene Anpassung bestand? die Blumenröhre und der Rüssel hatten beispielsweise einmal die Länge von 5 oder 10 mm erreicht. Wurde nun die Blumenröhre bei einigen Pflanzen länger, so war die Veränderung nachtheilig, weil die Insekten beim Besuch derselben nicht mehr befriedigt wurden und daher Blüthen mit kürzeren Röhren aufsuchten, die längeren Röhren mussten nach der Selectionstheorie wieder verschwinden. Wurden andererseits die Rüssel

bei einigen Thieren länger, so erwies sich diese Veränderung als überflüssig und musste nach der nämlichen Theorie als unnöthiger Aufwand wieder beseitigt werden. Die gleichzeitige Umwandlung aber der beiden Organe wird nach der Selectionstheorie zum Münchhausen, der sich selbst am Zopf auf dem Sumpfe zieht.“

Nach der Selectionstheorie gestaltet sich aber dieser Fall ganz anders. Blume und Schmetterlingsrüssel kämpfen nicht etwa miteinander um die grössere Länge der entsprechenden Theile, sie steigern sich nicht gegenseitig, sondern allein die Blume verlängerte allmählig ihre Krone, und der Schmetterling folgte nur nach. Das Verhältniss ist nicht dasjenige von Verfolger und Verfolgtem, wo etwa Jeder der schnellere zu sein strebt und so die Schnelligkeit Beider im Laufe der Generationen bis zur grösstmöglichen Höhe gesteigert wird. Sie verhalten sich auch nicht wie ein insektenfressender Vogel zu einer von ihm hauptsächlich verfolgten Schmetterlingsart, in welchem Fall zwei ganz verschiedene Eigenschaften fort und fort bis zu ihrem erreichbaren Maximum gesteigert werden können, beim Schmetterling z. B. Aehnlichkeit mit den welken Blättern am Boden, zwischen welche er sich flüchtet, wenn er verfolgt wird, beim Vogel aber die Scharfsichtigkeit. So lange die letztere noch steigerbar ist, so lange wird es einem Schmetterlings-Individuum noch zum Vortheil gereichen, dem Blatt ein Wenig mehr zu gleichen als seine übrigen Artgenossen, denn er wird im Stande sein, auch den etwas scharfsichtigeren Vogel-Individuen zu entschlüpfen, während umgekehrt das etwas scharfsichtigere Vogel-Individuum mehr Aussicht hat, auch besser geschützte Schmetterlings-Exemplare zu erhaschen. Nur auf diese Weise können wir uns das Zustandekommen so weitgehender Aehnlichkeiten mit Blättern und andern Pflanzentheilen erklären, wie sie ja mehrfach bei den Insekten vorkommen. Zu jeder Zeit waren beide Theile vollkommen angepasst, das heisst: sie waren so weit geschützt, oder so weit genährt, als sie sein mussten, um nicht an Individuenzahl dauernd abzunehmen und also als Arten auszusterben¹⁾. Das hindert aber durchaus nicht, dass sie ihre schützenden oder erspähenden Eigenschaften nicht hätten steigern können, vielmehr mussten sich unvermeidlicherweise dieselben so lange langsam steigern, als auf beiden Seiten die physische Möglichkeit dazu noch da war. So lange einzelne Vögel vorkamen, die noch ein Wenig schärfer sahen als die Uebrigen bisher gesehen hatten, so lange

¹⁾ Der Einfachheit nehme ich an, dass der Verfolger nur diese eine Beute, der Verfolgte nur diesen einen Feind hat.

waren auch noch solche Schmetterlinge im Vorthail vor Ihresgleichen, die die Blattrippen auf ihrem Flügel deutlicher hervorgehoben trugen; von dem Moment aber, in welchem das Maximum der erreichbaren Scharfsichtigkeit wirklich erreicht war, in welchem also alle Schmetterlinge so täuschend dem Blatte glichen, dass auch die scharfsichtigsten unter den Vögeln sie im Sitzen nicht mehr von einem Blatte unterscheiden konnten, musste die weitere Steigerung der Blattähnlichkeit aufhören, denn nun hörte zugleich auch der Vorthail einer solchen Steigerung auf.

Diese gegenseitige Steigerung der Anpassungen scheint mir eines der wichtigsten Momente bei dem ganzen Umwandlungsprocess der Arten gewesen zu sein, sie muss durch lange phylogenetische Arten-Reihen hindurch sich fortgesetzt haben, bei den verschiedensten Thiergruppen und den verschiedensten Theilen und Charakteren vorgekommen sein und noch vorkommen.

Bei den oftgenannten grossen Tagfaltern indischer und afrikanischer Wälder, den auch im Text erwähnten *Kallima paralecta*, *inachis* und *albofasciata* ist die Blattzeichnung, „Färbung und Gestalt“ so täuschend ausgebildet, dass Unvorbereitete auch in nächster Nähe ein Blatt zu sehen glauben. Dennoch ist die Aehnlichkeit keine vollständige, wenigstens habe ich unter etwa 16 Exemplaren, die ich in den Sammlungen von Amsterdam und Leyden musterte, keines gefunden, welches mehr als zwei Seitenrippen auf der einen und mehr als drei auf der andern Seite der Mittelrippe des vermeintlichen Blattes aufgewiesen hätte, während etwa 6 oder 7 Seitenrippen jederseits hingehört hätten. Die 2—3 Seitenrippen genügen aber so vollständig zur Täuschung, dass man sich nur wundern muss, wie es zu einer relativ so genauen Nachahmung hat kommen können, wie die Scharfsichtigkeit der Vögel eine so hohe werden konnte, dass sie im raschen Flug diese rippenähnlichen Linien überhaupt noch erkannten, oder genauer, dass sie die minder vollständige Uebereinstimmung mit einem Blatt bei Exemplaren mit einer Rippe weniger noch bemerkten. Es ist übrigens sehr möglich, dass der Process der Steigerung in dem Falle von *Kallima* noch im Gange ist; wenigstens fielen mir ziemlich starke individuelle Unterschiede in der Blattzeichnung auf.

Bei der Steigerung der Länge der Röhrenblumen und der Schmetterlingsrüssel nun liegt das treibende Moment weder in der Blume, noch in dem Schmetterling, sondern in den andern Besuchern der Blume, welche ihr den Honig rauben, ohne ihr den Gegendienst der Fremdbestäubung zu leisten. Kurz gefasst kann man sagen: aus flachen Blumen mit offen liegendem Honig, wie sie als die ältesten angenommen werden müssen, wurden

allmählig solche mit tiefer liegendem, geborgenem Honig. Vermuthlich ging auch der ganze Process zunächst von der Blume aus, indem eine Tieferlegung des Honigs den Vorthail hatte, ihn vor Regen zu sichern (Hermann Müller), und eine grössere Menge Honig aufzuspeichern, somit also den Besuch der Insekten zu steigern und überhaupt zu sichern. Sobald dies geschah, begann auch der Züchtungsprocess der Insekten-Mundtheile, indem ein Theil derselben ihren Rüssel in dem Maasse verlängerte, in welchem der Honig in die Tiefe rückte. Dieser Process musste andauern, denn sobald einmal die blumenbesuchenden Insekten sich in kurzrüsselige und langrüsselige getheilt hatten, musste bei allen denjenigen Blumenarten eine weitere Steigerung der Blumenröhre eintreten, für welche dergesicherte Besuch weniger Insektenarten vortheilhafter war, d. h. ihre Wechselbefruchtung sicherer vermittelte als der unsichere Besuch zahlreicher verschiedener Arten. Hierin liegt der Grund der weiteren Steigerung, und es leuchtet ja ein, dass die Wechselbefruchtung einer Blumenart um so sicherer durch ein Insekt vermittelt werden wird, je weniger Blumenarten dasselbe besucht und je genauer dasselbe in Grösse, Gestalt, Behaarung, in seiner Art des Eindringens in die Blüthe den Eigenthümlichkeiten derselben angepasst ist. Insekten, welche aus allen möglichen Blumen Honig holen, werden häufig den Pollen nutzlos vergeuden, indem sie ihn in eine ganz andere Pflanzenart hineinbringen, Insekten aber, welchen nur wenige Blumen zugänglich sind, müssen viele Blumen derselben Art hintereinander besuchen, bringen also den Pollen meist an den richtigen Ort.

Die Blumenröhre und der Rüssel der sie befruchtenden Schmetterlinge musste also so lange zunehmen, als es für die Blume noch vortheilhaft war, andere, minder beständige Besucher auszuschliessen und als es für den Schmetterling vortheilhaft war, sich den Alleinbesitz der Blume zu sichern. Der Wettkampf findet also hier nicht statt zwischen der Blume und dem sie befruchtenden Schmetterling, sondern zwischen diesen Beiden und den übrigen Besuchern der Blume, welche ausgeschlossen werden sollen. Das Nähere über die Vorthteile, welche im Ausschluss anderer Besucher für die Blume, im Alleinbesitz der Blume für den Schmetterling liegen, über die vielseitigen und genauen Anpassungen zwischen Blume und Insekt, über die Vor- und Nachtheile, welche die Bergung des Honigs u. s. w. mit sich führen, sehe man bei Hermann Müller¹⁾

¹⁾ Hermann Müller, „Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen Beider“. Leipzig 1873 p. 434 u. f.

nach, der diese Verhältnisse bis ins Einzelne hinein erörtert und in vortrefflicher Weise klargelegt hat.

3. Anpassungen bei Pflanzen¹⁾.

Dass Christian Conrad Sprengel der Erste war, der erkannte, dass die Formen und Farben der Blumen keine Zufälligkeiten, „Naturspiele“ oder gar Augenergötzungen für den Menschen bedeuten, sondern dass sie die Wirkung haben, Insekten als Kreuzungsvermittler anzulocken, ist allgemein bekannt. Ebenso, dass diese schon vom Ende des vorigen Jahrhunderts herrührende Entdeckung, welche damals Aufsehen machte, später wieder in Vergessenheit gerieth und erst durch Ch. Darwin's Wiederaufnahme des Problems wieder ans Licht gezogen wurde.

Sprengel hatte in seinem 1793 in Berlin erschienenen Werk: „Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und der Befruchtung der Blumen“ an mehreren hundert Blumen die Eigenthümlichkeiten im Bau und der Färbung der Blumen als berechnet auf Anlockung der Insekten und Befruchtung der Blumen durch Insekten nachgewiesen. Aber erst sein Nachfolger auf diesem Gebiete erschloss auch die Bedeutung dieser Kreuzungsvermittlung der Insekten, indem er zeigte, dass, wenn auch nicht in allen, so doch in vielen Fällen die Absicht der Natur auf Vermeidung der Selbstbefruchtung gerichtet ist, und dass durch Kreuzung kräftigere und zahlreichere Nachkommen entstehen, als durch Selbstbefruchtung (vergl. Darwin, „On the fertilisation of Orchids by Insects“, London 1877).

Seither haben verschiedene Forscher diese Verhältnisse weiter aufgeklärt, so Kerner, Delpino, Hildebrand; in besonders vielseitiger und durchgreifender Weise aber Hermann Müller, der an der einheimischen Blumenflora durch direkte Beobachtungen einerseits feststellte, welche Insekten-Arten die Kreuzungs-Vermittler einer bestimmten Blumenart sind, andererseits den Bau der Insekten mit dem der Blumen in Zusammenhang betrachtete und die Beziehungen zwischen beiden zu ermitteln suchte. Auf diese Weise gelang es ihm in vielen Fällen, in den Vorgang der Blumengestaltung bis zu einem gewissen Grade einzudringen und bestimmte Insekten als die „unbewussten Züchter“ gewisser Blumenformen nachzuweisen. Er unterscheidet nicht nur die von Fäulnisstoffen

Siehe auch die zahlreichen späteren Arbeiten desselben über das gleiche Thema.

¹⁾ Zusatz zu pag. 9.

lebenden Zweiflüglern hervorgerufenen, widerlich riechenden, meist auch unscheinbaren „Ekelblumen“ von den „Falter- und Schwärmer-Blumen“, sondern auch diese wiederum von den durch Schlupfwespen gezüchteten, von den „Grabwespen-Blumen“ und den eigentlichen Bienenblumen, sondern er glaubt auch in einzelnen Fällen (*Viola calcarata*) nachweisen zu können, dass eine Blume, die ihre ursprüngliche Gestalt der Züchtung durch Bienen verdankt, später dadurch zu einer Falterblume umgewandelt wurde, dass sie in die alpine Region emporwanderte, in welcher die Falter bei weitem die Bienen an Menge übertreffen.

Wenn auch der Natur der Sache nach manches Hypothetische in den Deutungen mit unterläuft, welche er den einzelnen Theilen der Blume gibt, so ist doch die grosse Mehrzahl derselben sicherlich richtig, und es ist gewiss von grossem Interesse, zu sehen, bis in welche Einzelheiten und „Kleinigkeiten“ hinein die Bau- und Färbungsverhältnisse der Blumen sich als Anpassungen verstehen lassen¹⁾.

Ueber den A d e r v e r l a u f der Blätter und seine Bedeutung für die Function des Blattes hat Sachs („Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie“, Leipzig 1882 p. 58 und folgende) sehr einleuchtende Aufklärungen gegeben. Er zeigt, wie die Nervatur des Blattes in jedem einzelnen Falle gerade so beschaffen ist, wie sie sein muss, um ihren Zweck vollständig zu erfüllen. Sie hat zunächst die Aufgabe, die Zu- und Abfuhr der Nährstoffe zu besorgen, weiter aber soll sie die dünn ausgebreitete, assimilirende Chlorophyllschicht gespannt erhalten und „flach ausgebreitet dem Lichte darbieten“; endlich aber wird sie dazu verwendet, das Blatt vor dem Zerreißen zu schützen. In sehr überzeugender Weise wird gezeigt, wie aus diesen drei Principien heraus sich die ganze Mannigfaltigkeit der Blatt-Nervatur verstehen lässt. Auch hier also, wo man früher nur ein verwirrendes Chaos mehr zufälliger Gestaltungen, ein reines Spiel der Natur mit Formen zu sehen glaubte, herrscht Zweckmässigkeit.

4. Ueber die behauptete Vererbung erworbener Veränderungen²⁾.

Wenn oben gesagt wurde: „Vererbung künstlich erzeugter Krankheiten ist nicht beweisend“, so bezieht sich dies auf die ein-

¹⁾ Vergl. Hermann Müller, „Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen Beider“. Leipzig 1873, und ausserdem noch viele Aufsätze im „Kosmos“ und andern Zeitschriften.

²⁾ Zusatz zu p. 324.

zigen Versuche, welche meines Wissens bis jetzt für die Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften angeführt werden konnten, auf die Versuche von Brown-Séguard¹⁾ an Meerschweinchen. Bekanntlich erzeugte derselbe an Meerschweinchen künstlich Epilepsie, indem er gewisse Theile des centralen oder auch des peripherischen Nervensystems durchschnitt. Die Nachkommen dieser mit erworbener Epilepsie behafteten Thiere erbten mitunter die Krankheit der Aeltern.

Die Versuche sind später von Obersteiner²⁾ in Wien wiederholt und in sehr präciser und vollkommen objectiver Weise dargestellt worden. An der Thatsache selbst ist nicht zu zweifeln; dass wirklich einzelne Junge künstlich epileptischer Thiere in Folge der Krankheit ihrer Aeltern wieder Epilepsie bekommen haben, darf als feststehend angenommen werden, allein meines Erachtens hat man kein Recht, daraus den Schluss zu ziehen, dass erworbene Charaktere vererbt werden können, denn Epilepsie ist kein morphologischer Charakter, sondern eine Krankheit. Von Vererbung eines morphologischen Charakters könnte doch nur dann die Rede sein, wenn hier durch die Nervenverletzung eine bestimmte morphologische Veränderung gesetzt würde, welche zugleich Ursache der Epilepsie wäre, und welche sich bei den Jungen ebenfalls zeigte und auch dort die Krankheitserscheinungen der Epilepsie hervorriefe. Dass es sich aber so verhält, ist nicht nur nicht nachgewiesen, sondern ist sogar in hohem Grade unwahrscheinlich. Nachgewiesen ist nur, dass viele der Jungen solcher künstlich epileptisch gemachter Eltern klein, schwächlich, marastisch sind, oft bald absterben, dass andere Lähmungserscheinungen an verschiedenen Körpertheilen zeigen, an der einen oder an beiden hintern oder auch an den vordern Extremitäten, andere wieder trophische Lähmungen an der Hornhaut des Auges, die zu Entzündung und Vereiterung derselben führen. In ganz seltenen Fällen zeigen die Jungen neben solchen paretischen Erscheinungen auch noch die Neigung, auf einen gewissen Hautreiz hin in jene tonischen und klonischen Krämpfe zu verfallen, verbunden mit Verlust des Bewusstseins, wie sie das Bild des epileptischen Anfalls darstellen. Unter 32 Jungen epileptischer Aeltern waren nur zwei derartige, und beide gingen, „da sie wenig lebensfähig waren“, in kurzer Zeit zu Grunde.

¹⁾ Brown-Séguard, „Researches on epilepsy; its artificial production in animals and its etiology, nature and treatment“. Boston 1857. Ausserdem verschiedene Aufsätze im Journal de physiologie de l'homme Bd. I und III 1858 und 1860, und in „Archives de physiologie normale et pathologique“ Bd. I —IV, 1868—1872.

²⁾ „Oesterreichische medicinische Jahrbücher“ Jahrgang 1875, p. 179.

Die Versuche sind ja in jedem Fall höchst interessant, aber man kann doch nicht sagen, dass hier eine bestimmte morphologische Abänderung, welche bei den Aeltern künstlich hervorgerufen wurde, sich auf die Kinder vererbt habe. Nicht der Defekt in dem durchschnittenen Nervenstamm, oder das Fehlen eines herausgeschnittenen Stückes Gehirn vererbt sich. Was sich vererbt, ist vielmehr ein Krankheitsbild, und es fragt sich doch erst, worauf die Entstehung dieser Krankheit im Nachkommen beruht. Das bestimmte Krankheitsbild der Epilepsie überträgt sich aber nicht einmal immer, oder in vielen, sondern nur in sehr wenigen Fällen und auch in diesen nicht rein, sondern vermengt mit andern Krankheitssymptomen. Die Jungen sind entweder ganz gesund — 13 von 30 Fällen —, oder sie sind mit den oben genannten verschiedenen Functionsstörungen des Nervensystems, motorischen und trophischen Lähmungen behaftet, wie sie durchaus gar nicht zur Epilepsie gehören.

Wenn man also den Sachverhalt genau ausdrücken will, so wird man nicht sagen dürfen, die Epilepsie vererbt sich auf die Nachkommen, sondern vielmehr: derartig künstlich epileptisch gemachte Thiere übertragen auf einen Theil ihrer Nachkommen die Anlage zu verschiedenen Nervenkrankheiten, zu motorischen, weniger zu sensibeln, in ausgesprochener Weise aber zu trophischen Nervenlähmungen; in seltneren Fällen, und zwar in solchen, in welchen die Lähmungserscheinungen einen hohen Grad erreicht haben, überträgt sich auch die Epilepsie.

Wenn man nun bedenkt, dass doch schon eine beträchtliche Zahl von Krankheiten bekannt ist, welche auf der Anwesenheit eines lebendigen Krankheitserregers im Körper beruhen und welche durch diese Krankheitserreger von einem auf den andern Organismus übertragen werden können, dürfte man da nicht allein schon aus den eben angeführten Thatfachen mit grösserem Recht an einen noch unbekannten Bacillus denken, der seinen Nährboden in der Nervensubstanz hat, als an eine morphologische Aenderung, etwa in der histologischen oder molekularen Struktur eines bestimmten Hirnthteils? Jedenfalls würde sich die Uebertragung einer solchen Strukturänderung auf die Keimzelle schwieriger verstehen lassen als die Uebertragung eines Bacillus durch Eindringen desselben in die älterliche Sperma- oder Eizelle. Für die Möglichkeit des Ersteren liegt noch keine einzige Thatsache vor, Letzteres ist für Syphilis, Blattern und neuerdings auch für Tuberkulose ¹⁾ wahr-

¹⁾ Auch bei Tuberkulose ist jetzt eine direkte Uebertragung des Krankheits-Erzeugers durch den Keim wahrscheinlich geworden, nach-

scheinlich geworden, wenn auch der Bacillus selbst im Ei oder der Samenzelle noch nicht gesehen wurde; für die Muscardine-Krankheit der Seidenraupe ist es aber sicher erwiesen. Jedenfalls lässt sich auf diese Weise verstehen, warum die Jungen verschiedene Formen von Nervenkrankheiten bekommen, was unverständlich bleibt, wenn man annehmen will, es finde hier eine wirkliche Vererbung, d. h. eine erbliche Uebertragung eines morphologischen Charakters, statt, einer krankhaften Strukturveränderung irgend eines Nervencentrums.

Auch die Art, wie die künstliche Epilepsie nach der Operation sich zeigt, spricht für die infektiöse Natur der Krankheit in diesen Fällen. Einmal folgt Epilepsie nicht bloß einer bestimmten Verletzung des Nervensystems nach, sondern den verschiedensten. Brown-Séguard rief sie hervor, indem er ein Stück der grauen Substanz des Gehirns herausschnitt, ferner, indem er das ganze Rückenmark durchschnitt, oder nur die eine Seitenhälfte, oder nur die Hinterstränge desselben, oder nur die Vorderstränge, oder indem er nur einen Stich ins Rückenmark ausführte. Am wirksamsten schienen die Verletzungen des Rückenmarks in der Strecke vom 8. Brust- bis 2. Lendenwirbel zu sein, allein der Erfolg trat auch zuweilen nach der Verletzung jedweden andern Abschnittes ein. Ferner trat Epilepsie ein nach Durchschneidung des Nervus ischiadicus, des Nervus popliteus internus, der hintern Wurzeln für die Nerven des Beins. In allen diesen Fällen entwickelt sich die Krankheit erst im Laufe von Tagen oder Wochen, und erst, wenn 6—8 Wochen nach der Operation vergangen sind, ohne dass ein Anfall aufgetreten ist, kann man nach Brown-Séguard sicher sein, dass die Operation erfolglos war. Obersteiner sah stets erst „einige Tage nach der Durchschneidung eines Nervus ischiadicus“ die ersten Symptome einer beginnenden Erkrankung einsetzen: „an einer gewissen Parthie des Kopfes und Halses, auf der Seite der Operation nimmt die Empfindlichkeit ab“; „kneift man das Thier an dieser, Zone epileptogène genannten Gegend, so krümmt es sich nach der Seite der Verletzung, und es erfolgen einige heftige Kratzbewegungen mit dem Hinterbein derselben Seite; wartet man wieder einige Tage, mitunter mehrere Wochen, so wird nach Kneifen in der Zone mit diesen Kratzbewegungen ein vollständiger epilep-

dem bei einem achtmonatlichen Kalbsfetus in den Lungen Tuberkel-Bacillenhaltige Knötchen nachgewiesen wurden, während die Mutter in hohem Grade an Lungen-Tuberkulose litt. Eine Infektion durch die Placentar-Gefäße wäre freilich wohl nicht ganz auszuschliessen. Vergl. „Fort-schritte der Medicin“ Bd. III, 1885 p. 198.

tischer Anfall eingeleitet“. Die Veränderung, welche die Durchschneidung an dem Nervenstamm verursacht, ist also offenbar nicht die direkte Ursache der Epilepsie, sondern nur die Einleitung zu einem Krankheitsprocess, der sich vom Nerven aus centripetalwärts fortsetzt nach irgend einem, wie es scheint, in der Pons und im verlängerten Mark, nach Andern¹⁾ in der Hirnrinde gelegenen Centrum. Nach der Ansicht Nothnagel's²⁾ müssen in jenem Centrum gewisse, ihrem Wesen nach noch völlig unbekannte, vielleicht histologische, vielleicht auch nur „molekulare“ Veränderungen hervorgerufen werden, welche eine functionelle Veränderung, nämlich eine erhöhte Irritabilität der dort liegenden grauen Nervencentren, hervorrufen.

Nothnagel selbst hält es für „möglich, ja für wahrscheinlich“, dass in den Fällen, in welchen Epilepsie auf Nervendurchschneidung folgte, eine Neuritis ascendens, d. h. also eine am Nerven sich hinaufziehende Entzündung, die Ursache der centralen Veränderungen sei. Nach dem, was wir heute von Bakterien und den durch sie erzeugten Krankheitsprocessen wissen, fände wohl die oben geäußerte Vermuthung, dass es sich in diesen Fällen um eine Infektionskrankheit handelt, in dieser von Nothnagel angenommenen Neuritis ascendens eine nicht unwesentliche Stütze. Nimmt man aber noch hinzu, dass die Nachkommen solcher künstlich epileptischen Thiere selbst wieder epileptisch werden können, in den meisten Fällen aber überhaupt nur nervenkrank werden, bald in diesem, bald in jenem Theil, bald mehr lokal, bald ganz allgemein (Marasmus in Folge trophischer Nervenstörungen), so wüsste ich wahrlich nicht, in welch' anderer Weise man ein Verständniss dieser Thatsachen gewinnen wollte, als durch die Annahme, dass es sich in diesen Fällen traumatischer Epilepsie — wenn ich so sagen darf — um eine Infektionskrankheit handelt, angeregt durch Mikroben, deren Nährboden die Nervensubstanz ist und deren erbliche Uebertragung auf ihrem Eindringen in die Eizelle und in das Spermatozoon beruht.

Obersteiner fand, dass die Jungen häufiger krank waren, wenn die Mutter, als wenn der Vater epileptisch war. Die Eizelle ist eben dem Samenfaden tausendmal an Masse überlegen, wird also auch häufiger von Mikroben inficirt werden und zahlreichere enthalten können.

¹⁾ Vergl. Unverricht, „Experimentelle und klinische Untersuchungen über die Epilepsie“. Berlin 1883. In Bezug auf die Frage der Vererbung ist es gleichgültig, an welchem Punkte des Gehirns das epileptische Centrum liegt.

²⁾ Vergl. Ziemssen's Handbuch der spec. Pathologie und Therapie Bd. XII, 2. Hälfte; Artikel: „Epilepsie und Eklampsie“. Leipzig 1877.

Es versteht sich, dass damit nicht gesagt sein soll, dass jede Epilepsie auf Infektion oder auf der Anwesenheit von Mikroben im Nervensystem beruhen müsse. Westphal erzeugte Epilepsie, indem er den Meerschweinchen einen oder mehrere starke Schläge auf den Kopf versetzte, und hier trat der epileptische Anfall sofort ein, und wiederholte sich später von selbst wieder. Von Mikroben kann also hier keine Rede sein, die Erschütterung muss vielmehr hier dieselben morphologischen und functionellen Veränderungen in den Centren des Pons und der Medulla oblongata hervorgerufen haben, wie sie in jenen andern Fällen durch das Eindringen von Mikroben hervorgerufen wurden. Nothnagel sagt auch in Uebereinstimmung damit ausdrücklich: „Wahrscheinlich liegt der Epilepsie überhaupt nicht eine gleichmässige, stets wiederkehrende histologische Veränderung zu Grunde; vielmehr möchten verschiedenartige anatomische Alterationen den sie bildenden Symptomenkomplex hervorrufen können, vorausgesetzt, dass diese Alterationen immer die gleichen (anatomisch und auch physiologisch gleichwerthigen) Partien in Brücke und verlängertem Marke betreffen“ (a. a. O. p. 269). Wie ein sensibler Nerv durch verschiedene Reizungen als Druck, Entzündung, Malaria-Infektion zu derselben Reaktion, zu Schmerz veranlasst wird, so könnten auch jene Nervencentren durch verschiedene Reize zu Auslösungen jener Krampf-Anfälle und ihren weiteren Folgen veranlasst werden, die wir Epilepsie nennen. Solche Reize wäre bei den Westphal'schen Fällen starke mechanische Erschütterung, bei den Brown-Séguard'schen das Eindringen von Mikroben.

Mag nun diese Ansicht richtig sein oder nicht, in keinem Fall wird man sich irgend eine Vorstellung davon machen können, wie es möglich sein soll, dass eine morphologische, erworbene Abänderung, die nicht grob anatomisch, ja wahrscheinlich auch nicht histologisch, sondern die rein molekulärer Art ist, sich derart auf die Keimzellen des betreffenden Individuums übertragen sollte, um dort eine Veränderung in der feinsten Molekularstruktur des Keimplasmas zu veranlassen, und zwar eine solche, die zur Folge hat, dass diese Keimzelle, wenn sie befruchtet wird und sich zum neuen Thier aufbaut, zu der nämlichen epileptogenen Molekularstruktur jener Nerven-Elemente in dem grauen Kern des Pons und der Medulla oblongata führte, wie sie die Aeltern erworben hatten! Wie sollte das geschehen? Was sollte überhaupt in die Ei- oder Samenzelle hineingeführt werden, damit sie die betreffende Veränderung erlitte? Darwin'sche „Keimchen“ vielleicht? aber diese repräsentiren ein jedes eine Zelle; hier aber haben wir es nur mit Molekülen oder Molekülgruppen zu thun, man müsste

also für jede Molekülgruppe ein besonderes Keimchen annehmen und somit die ohnehin schon unendliche Zahl der Keimchen noch um etliche Milliarden vermehrt denken! Aber gesetzt selbst, die Theorie der Pangenesis sei richtig, es cirkulirten wirklich „Keimchen“ im Körper und unter ihnen auch solche von jenen erkrankten Gehirnelementen, und auch von Letzteren gelangte ein Theil in die Keimzellen des Thieres, zu welch' abenteuerlichen Vorstellungen führte die weitere Verfolgung dieser Idee! Welch' unfassbare Menge von Keimchen müssten sich da in einem einzigen Samenfaden zusammenfinden, wenn jedes Molekül oder jede Molekülgruppe (Micell) des ganzen Körpers, welche zu irgend einer Periode der Ontogenese an ihm Theil genommen hatte, nun auch in der Keimzelle durch ein Keimchen vertreten sein müsste! Und doch wäre dies die unvermeidliche Consequenz der Annahme, dass erworbene Molekularzustände bestimmter Zellgruppen sich vererben könnten. Nur mittelst einer Evolutionstheorie — und die Pangenesis Darwin's ist nichts Anderes — könnte dies theoretisch verständlich gemacht werden, d. h. durch die Annahme, dass die einzelnen Theile und Entwicklungszustände des Körpers als besondere Stückchen Materie schon im Keim enthalten wären, als Anlagen, die den betreffenden Theil und den betreffenden Zustand des Theils aus sich hervorgehen liessen, wenn die Reihe sich zu entwickeln an sie gekommen wäre.

Ich will nur kurz darauf hinweisen, in welche unlösbare Widersprüche man durch eine solche Theorie verwickelt würde. Ein und derselbe Körpertheil müsste durch eine Vielheit von Keimchen in Ei- oder Spermazelle vertreten sein, die den verschiedenen Entwicklungsstufen desselben entsprächen. Denn wenn Keimchen von jedem Theil des Körpers abgegeben werden, die diesen Theil, so wie er gerade augenblicklich ist, später beim Aufbau des jungen Thieres wieder bilden können, so müssen besondere Keimchen für jede Entwicklungsstufe abgegeben werden, wie dies Darwin in seiner „provisorischen Hypothese“ der Pangenesis auch ganz folgerichtig annimmt. Nun ist aber doch die Ontogenese eines jeden Theils ein Continuum und setzt sich in Wahrheit nicht aus getrennten Stufen zusammen, sondern diese „Stufen“ sind von uns in den kontinuierlichen Gang der Ontogenese hineingetragen! Wir bilden hier wie überall in der Natur künstliche Abtheilungen, um uns dadurch den Ueberblick möglich zu machen und feste Punkte zu gewinnen inmitten des ununterbrochenen Formenflusses. Wie wir Arten im Verlauf der Phylogenese unterscheiden, während doch in Wahrheit nur allmälige Umwandlungen ohne scharfe Grenzlinien stattgefunden haben,

so sprechen wir auch von Stadien in der Ontogenese, während doch nie zu sagen ist, wann die eine Entwicklungsstufe aufhört und die folgende anfängt. Diese einzelnen „Stufen“ aber sich im Keim als besondere „Anlagen“ zu denken, scheint mir doch eine etwas kindliche Vorstellung zu sein, ähnlich derjenigen, welche den jugendlichen Schädel des heiligen Laurentius in Madrid, den erwachsenen in Rom aufbewahrt sein lässt.

Zu solchen Vorstellungen aber wird man nothwendig getrieben, wenn man die Vererbung erworbener Eigenschaften annimmt. Und doch gibt eine Evolutionstheorie allein noch die Möglichkeit, eine Erklärung zu versuchen; eine epigenetische Theorie kann daran gar nicht denken. Nach einer solchen enthält der Keim keine vorgebildeten Anlagen, sondern er ist in seiner Gesamtheit so beschaffen, seiner chemischen und molekularen Zusammensetzung nach, dass unter bestimmten Verhältnissen aus ihm ein bestimmter zweiter Zustand hervorgeht — ich will z. B. sagen: die zwei ersten Furchungszellen —; diese sind wiederum so beschaffen, dass aus ihnen nur ein ganz bestimmter dritter Zustand hervorgehen kann — die vier ersten Furchungszellen, und zwar die einer ganz bestimmten Species und eines ganz bestimmten Individuums. Aus dem dritten Zustand folgt der vierte u. s. w., — und so entsteht schliesslich ein ausgebildeter Embryo und noch später ein erwachsenes, geschlechtsreifes Thier. Keiner seiner Theile war im Ei, aus dem es sich entwickelt hat, als besondere Anlage, als materielles, noch so kleines Theilchen vorhanden; die Hauptmasse der Materie, aus der das Thier besteht, ist ja überhaupt erst während seines Wachstums hinzugekommen. Wenn also in irgend einem Organ des fertigen Thieres eine ererbte Besonderheit sich einstellt, so ist dieselbe Folge der vorangehenden Entwicklungszustände, und wenn wir im Stande wären, bis zur Molekularstruktur hinab alle diese aus einander hervorgegangenen Zustände rückwärts bis zur Eizelle hinab zu durchschauen, so würden wir auch in dieser irgend eine minimale Differenz in der Molekularstruktur finden, die sie von den übrigen Eizellen derselben Art unterscheidet und die die Ursache ist, weshalb auf einer viel späteren Stufe der Entwicklung jene Besonderheit sich einstellt. Nur auf diese Weise könnten wir uns die Ursache der individuellen Unterschiede und also auch der individuellen erblichen Krankheits-Anlagen vorstellen. Die angeborene erbliche Epilepsie, falls sie nicht auch, wie vermuthlich die erworbene, auf Mikroben beruht, würde in dieser Weise aufzufassen sein.

Nun fragt es sich aber, wie man sich vorstellen könne, dass traumatische, also erworbene Epilepsie sich den Keimzellen mit-

theilen könne! Offenbar fehlt dazu auf Grundlage der eben dargelegten epigenetischen Entwicklungstheorie jede Möglichkeit! Denn auf welche Weise sollte die Keimzelle von der in der Pons Varolii und der Medulla oblongata eingetretenen Molekular-Umstimmung, oder wenn man lieber will: histologischen Veränderung betroffen werden? Und nehmen wir selbst einen Augenblick an, trophische Nerveneinflüsse vermöchten vom Gehirn her einen Einfluss auf die Keimzellen auszuüben, und dieser könnte noch in etwas Anderm bestehen als in besserer oder schlechterer Ernährung, er vermöchte auch das Keimplasma in seiner sonst so unerschütterlichen Molekularstruktur zu verändern, wie sollte man sich vorstellen, dass diese Veränderung nun gerade in dem Sinne erfolgte, wie es nöthig wäre, um dem Idioplasma die Molekularstruktur der ersten ontogenetischen Stufe eines Epileptiker-Idioplasmas zu geben? Wie sollte nun die letzte ontogenetische Stufe der Epileptiker-Ganglienzellen (wie sie in der Pons des epileptischen Thieres ihren Sitz haben) dem Keimzellen-Idioplasma desselben Thieres diejenige Veränderung seiner Molekularstruktur aufprägen können, durch welche es zum Epileptiker-Keimplasma wird? nicht etwa dadurch, dass etwas hinzugefügt würde — die Epigenesis kennt keine „Anlagen“ in der Form vorgebildeter materieller Besonderheiten —, sondern so, dass die Gesamtmasse des Keim-Idioplasmas um ein Minimum in seiner Molekularstruktur verändert würde. Mit vollkommenem Recht betont Nägeli, dass nur das feste Protoplasma Träger erblicher Anlagen sein kann, nicht das flüssige, d. h. in Lösung übergegangene. Dafür liefert die Thatsache den unzweifelhaften Beweis, dass der Antheil von materieller Substanz, welchen der Vater zum Aufbau des Kindes liefert, fast bei allen Thieren ein ungleich geringerer ist als der der Mutter, ja bei den Säugethieren vielleicht nur etwa den „Hundertbillionsten Theil“ vom Antheil der Mutter beträgt, und dass trotzdem die Vererbungsintensität auf Seiten des Vaters ebenso gross ist als auf der der Mutter¹⁾. In unserm Fall nun kann — vom Standpunkt der Epigenese aus — kein Gehirn-Molekül des epileptischen Thieres zu den Keimzellen in anderer als gelöster Form gelangen; es kann also auch kein direkter Zuwachs an Idioplasma ihnen zugeführt werden, ganz abgesehen davon, dass in den epileptisch veränderten Gehirnzellen oder -Fasern das letzte Stadium der epileptischen Anlage, in den Keimzellen dagegen das erste enthalten sein muss, dass also ein solcher Zuwachs nicht einmal etwas nützen könnte! Man darf bestimmt aus-

¹⁾ Vergl. Nägeli, a. a. O. p. 110.

sprechen, dass eine andere als höchstens bloß nutritive Beeinflussung der Keimzellen unter der Voraussetzung der Epigenese unmöglich ist. Eine nutritive Beeinflussung könnte, denkbarerweise, durch Veränderungen in dem trophischen Einfluss des Nervensystems auf die Geschlechtsorgane eintreten, allein durch bloße Ernährungsdifferenzen kann die Struktur des Idioplasmas nicht geändert werden, jedenfalls nicht in dem bestimmten Sinne, in dem es hier verändert werden müsste.

Die Vererbung künstlich erzeugter Epilepsie liesse sich deshalb weder auf der Grundlage der epigenetischen Entwicklungstheorie erklären, noch auf der der evolutionistischen; sie ist nur zu verstehen unter der Annahme, dass (in diesen Fällen mindestens) die Epilepsie auf der Einschleppung und Anwesenheit von lebendigen Krankheitserregern, von Mikroben, beruht. Bis jetzt war die Vererbung künstlich erzeugter Krankheiten, eben der Epilepsie, die einzige sichere Thatsache, welche für die Vererbung erworbener Eigenschaften angeführt werden konnte. Ich glaube gezeigt zu haben, dass diese Stütze eine trügerische ist, nicht weil die Thatsache der Uebertragung der Krankheit unsicher wäre, sondern weil sie nicht auf Vererbung beruhen kann, sondern auf Ansteckung des Keimes beruhen muss.

Es ist mir überhaupt, seitdem ich die Vererbung erworbener Eigenschaften angezweifelt habe, kein Fall entgegengehalten worden, der meine Ansicht zu erschüttern im Stande gewesen wäre, wohl aber manche, bei welchen, wie in dem der künstlich erzeugten Epilepsie, zwar die Vererbung feststand, ohne dass es sich aber dabei um einen in Wahrheit erworbenen Charakter gehandelt hätte. So theilte mir Felix Müller noch kürzlich einen Fall mit, welchen er selbst als „einen kaum anfechtbaren Fall von Vererbung erworbener Eigenschaften“ auffasste. Die Beobachtung ist in mehrfacher Beziehung so interessant, dass ich sie hier mittheilen möchte. In dem betreffenden Brief heisst es: „Unter den Beständen zweier Abutilon-Arten, an denen ich nie, weder vorher, noch nachher sechsblättrige Blumen gesehen habe, war eine Pflanze, die einige wenige sechsblättrige Blumen trug. Da diese Blumen mit Blütenstaub derselben Pflanze unfruchtbar sind, musste ich, um Samen einer solchen sechsblättrigen Blume zu erhalten, dieselbe mit Blütenstaub einer anderen Pflanze befruchten, die nur fünfblättrige Blumen trug. An einer so erhaltenen Tochterpflanze der sechsblättrigen Mutter und des fünfblättrigen Vaters untersuchte ich nun drei Wochen lang alle Blumen; es waren 145 fünfblättrige, 103 sechsblättrige und 13 siebenblättrige! Während derselben Zeit wurden die Blumen einer anderen, von denselben

beiden Eltern, aber von zwei fünfblättrigen Blumen stammenden Pflanze untersucht; es waren 454 fünf- und 6 sechsblättrige, also nur 1,3 % der letzteren.“

Gewiss wird man zugeben müssen, dass die grosse Zahl der abnormen sechsblättrigen Blüten bei der ersten der beiden Tochterpflanzen auf Vererbung beruhen muss. Allein die Sechsbüttrigkeit ist keine erworbene, sondern nur eine neu auftretende Eigenschaft, sie ist nicht die Reaktion des pflanzlichen Organismus auf äussere Reize, sondern zeigte sich bei Pflanzen, die unter denselben äusseren Bedingungen standen wie die übrigen Abutilon-Pflanzen, die nur normale fünfblättrige Blüten trugen. Sie muss also aus der anerbten Anlage der Pflanze selbst hervorgegangen sein, sei es durch eine spontane Änderung des Idioplasmas derselben, sei es dadurch, dass in dieser Pflanze grade älterliche Keimplasmen zusammentrafen, deren Combinirung im Tochterorganismus zu scheinbar oder zu wirklich neuen Charakteren führen musste. Wir wissen ja, dass das Keimplasma eines jeden Individuums nichts Einfaches ist, sondern ein sehr Zusammengesetztes; es besteht aus einer Anzahl von Vorfahren-Keimplasmen, die in sehr verschiedener Proportion darin vertreten sind. Obgleich wir nun über die Wachsthumsvorgänge des Keimplasmas und der aus ihm hervorgehenden ontogenetischen Idioplasma-Stufen direkt Nichts erfahren können, so wissen wir doch, vornämlich aus den Erfahrungen am Menschen, dass die Merkmale der Vorfahren in sehr verschiedenen Combinationen und sehr verschiedener Stärke bei den Kindern auftreten. Dies lässt sich etwa durch die Annahme erklären, dass durch die Vereinigung der älterlichen Keimplasmen bei der Befruchtung die in ihnen enthaltenen verschiedenen Vorfahren-Idioplasmen in verschiedener Weise zusammentreffen, sich verbinden und dadurch zu verschieden starkem Wachsthum gelangen. Gleiche Vorfahren-Idioplasmen werden durch ihr Zusammentreffen zur doppelten Wirkung gelangen, entgegengesetzte werden sich aufheben, und zwischen diesen beiden Extremen werden viele Zwischenstufen möglich sein. Diese Combinationen werden aber nicht nur im Momente der Befruchtung eintreten, sondern auch während der ganzen Ontogenese, auf jeder Stufe derselben, denn jede Stufe hat ein aus Vorfahren-Idioplasma zusammengesetztes Idioplasma.

Wir sind noch nicht weit genug, um im Einzelnen nachweisen zu können, wieso aus solcher Combinirung verschiedenartiger Idioplasmen wirklich neue Charaktere hervorgehen können, aber doch scheint mir diese Auffassung z. B. der Knospen-Variation die bei weitem natürlichste zu sein. Ein Fall ist auch bekannt, in welchem sich bis zu einem gewissen Punkte einsehen lässt, wie

ein neuer Charakter auf diese Weise entstehen kann. Es gibt Kanarienvögel mit Federbüschen auf dem Kopf, paart man aber zwei solcher Vögel miteinander, so werden diese, anstatt besonders schöne Federbüsche zu bekommen, meist kahlköpfig¹⁾. Die Bildung des Federbusches beruht darauf, dass die Federn hier sparsamer stehen, und ein Streif der Haut des Kopfes überhaupt frei von Federn ist. Summirt sich nun diese sparsame Befiederung von beiden Aeltern her, so entsteht Kahlköpfigkeit, ein Charakter, der in der Vorfahrenreihe der heutigen Kanarienvögel wohl kaum je vorgekommen ist.

Worauf es nun beruht, wenn ein Blumenblatt mehr in einer Blume gebildet wird, wissen wir nicht, so wenig, als wir einsehen können, aus welchen Ursachen der eine Seestern fünf, der andere sechs Arme hat; in die Mysterien des Aufeinanderwirkens der zwei älterlichen Keimplasmen mit ihrer Unzahl von Vorfahren-Idioplasmata erster, zweiter bis xter Ordnung können wir im Einzelnen nicht eindringen, wir können aber trotzdem mit Bestimmtheit im Allgemeinen sagen, dass derartige Abweichungen das Resultat dieses verwickelten Kampfes der Idioplasmata in dem sich aufbauenden Organismus ist, nicht aber das Resultat äusserer Einwirkungen.

Wenn aber von erworbenen Charakteren gesprochen wird und zwar in Bezug auf die Frage von der Umgestaltung der Arten, so können damit nur diejenigen Veränderungen gemeint sein, welche eben nicht von innen heraus entstanden sind, sondern als Reaktion des Organismus auf äussere Einflüsse, vor Allem als Folge vermehrten oder verminderten Gebrauchs eines Theils oder Organs. Denn es handelt sich darum, zu erfahren, ob veränderte Lebensbedingungen, indem sie das Thier zu neuen Gewohnheiten zwingen, dadurch allein schon den Organismus direkt umzugestalten vermögen, oder ob die Wirkungen des vermehrten oder verminderten Gebrauchs auf das einzelne Individuum beschränkt bleiben und eine Umgestaltung der Art durch sie auf direktem Wege nicht möglich ist.

Der von Fritz Müller beobachtete Fall ist aber noch in einer andern Beziehung von Interesse. Er scheint nämlich gegen meine Auffassung von der Vererbung zu sprechen, gegen die „Continuität des Keimplasma's“. Wenn eine einzelne Blume specielle Abänderungen auf ihre Nachkommen übertragen kann, welche doch ihre Vorfahren nicht besessen haben, so liegt der Schluss nahe, dass hier nicht das Keimplasma der Aeltern in die Keimzellen

¹⁾ Siehe Darwin, „Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustand der Domestikation“. Stuttgart 1873.

der betreffenden Blume gelangt und dort die weiblichen Keimzellen gebildet haben könnten, sondern dass in der Blume neues Keimplasma entstanden sei. Denn die neuen Eigenschaften stammen ja eben von dieser Blume und nicht von den Aeltern. Allein die Sache lässt sich doch auch anders auffassen. Ein Abutilon-Busch mit vielen Hundert Blumen ist keine einfache Person, sondern ein Stock mit vielen Personen, deren einzelne durch Knospung entstanden sind und zwar von dem ersten, aus dem Samen entwickelten Individuum.

Ich habe bisher die Knospung noch nicht in den Bereich meiner theoretischen Erörterungen gezogen, es leuchtet aber ein, dass ich von meinem Standpunkte aus sie durch die Annahme verständlich machen muss, dass in knospenden Individuen nicht nur unverändertes Idioplasma der ersten ontogenetischen Stufe (Keimplasma), sondern auch soweit verändertes enthalten ist, als es dem veränderten Bau der wurzellosen, auf dem Stamm oder den Aesten entspringenden Sprosse entspricht. Die Veränderung wird nur eine geringe sein, vielleicht sogar nur eine ganz unbedeutende, insofern es denkbar ist, dass die Hauptabweichungen der sekundären Sprosse von der primären Pflanze grossentheils von den veränderten Bedingungen abhängen könnten, unter welchen sie sich entwickeln — nicht frei in der Erde, sondern im Pflanzengewebe. So wird man sich vorstellen dürfen, dass solches Idioplasma, wenn es zu einem Blüthenspross auswächst, zugleich diesem und den in ihm sich entwickelnden Keimzellen den Ursprung gibt. Damit aber ist das Verständniss der von Fritz Müller angeführten Beobachtung angebahnt, denn wenn der ganze Spross, der die Blüthe treibt, aus demselben specifischen Idioplasma hervorgeht, von dem ein Theil auch seine Keimzellen bildet, dann erklärt es sich, warum diese Keimzellen dieselben Vererbungstendenzen enthalten, die auch bei der betreffenden Blume zum Ausdruck gekommen sind. Dass aber überhaupt an einem einzelnen Spross Abweichungen vorkommen können, das beruht wieder auf den oben auseinandergesetzten, im Laufe des Wachstums eintretenden Verschiebungen in der Zusammensetzung des Idioplasma's, in dem verschiedenen Mengenverhältniss, in welchem die verschiedenen Vorfahren-Idioplasmen in ihm enthalten sein können.

Gerade in der Fritz Müller'schen Beobachtung liegt eine schöne Bestätigung dieser Anschauung. Wäre es nämlich die einzelne Blume, welche ihre Sechsbütrigkeit auf das Plasma ihrer Keimzellen übertrüge, dann verstünde man nicht, warum in dem Gegenversuch, bei der Kreuzung fünfblütriger mit fünfblütriger Blume doch auch einige sechsbütrige Blumen zum Vorschein kamen,

die doch sonst zu den grössten Seltenheiten gehören. Eine Erklärung dafür liegt nur in der Annahme, dass das in der Mutterpflanze enthaltene Keimplasma während seines Wachstums und seiner Verbreitung durch alle Aeste und Sprosse des Stocks an vielen Stellen zu einer solchen Combination sich zusammengeordnet hatte, welche überall da, wo sie allein dominirte, zur Bildung sechsblättriger Blumen führen musste. Ich will dabei gar nicht untersuchen, ob diese Combination etwa als Rückschlag aufgefasst werden kann, oder ob sie ein Novum darstellt. Das ist gleichgültig, aber die sechsblättrigen Blumen des Gegenversuchs beweisen meines Erachtens, dass derartig kombiniertes Keimplasma in der Mutterpflanze verbreitet war und auch in solchen Sprossen vorkam, welche keine sechsblättrigen Blumen hervorbrachten.

5. Zur Entstehung der Jungfernzeugung¹⁾.

Die Umwandlung der Wechselfortpflanzung (Heterogonie) zu reiner Jungfernzeugung (Parthenogenese) erfolgte offenbar nicht blos aus den im Text erwähnten Motiven, vielmehr spielen dabei noch verschiedene Umstände mit. Auch kann reine Parthenogenese ohne die dauernde Zwischenstufe der Wechselfortpflanzung zu Stande kommen. So ist z. B. die reine und ausschliessliche Jungfernzeugung, mittelst welcher sich der grosse blattfüssige Kiemenfuss (Apus) an den meisten seiner Wohnplätze vermehrt, nicht durch Ausfall ehemaliger Geschlechtsgenerationen entstanden, sondern vielmehr einfach durch Wegfall der Männchen und gleichzeitiger Erwerbung der Fähigkeit der Weibchen, Eier hervorzubringen, die der Befruchtung nicht bedürfen. Wir sehen dies daraus, dass in diesem Falle hier und dort noch Kolonien vorkommen, in denen auch Männchen enthalten sind, oft sogar in bedeutender Zahl, wir würden es aber auch, ohne davon Kenntniss zu haben, daraus schliessen dürfen, dass der Kiemenfuss nur eine Form von Eiern hervorbringt, nämlich hartschalige Dauereier. Ueberall aber, wo die Parthenogenese zuerst im Wechsel mit geschlechtlicher Fortpflanzung eingeführt wurde, werden die Dauereier von der Geschlechtsgeneration hervorgebracht, während die Jungferngenerationen dünnschalige Eier erzeugen, deren Embryo sofort ausschlüpft. Darauf beruht es eben, dass die Parthenogenese zu einer sehr raschen Vermehrung der Kolonie führt. Bei dem Kiemenfuss wird diese Vermehrung der Individuenzahl auf ganz anderem Wege erzielt, nämlich dadurch, dass jedes Thier Weibchen ist, schon sehr früh

¹⁾ Zusatz zu pag. 352.

anfängt, Eier hervorzubringen und damit in steigender Fruchtbarkeit bis zu seinem Tode fortfährt. Dadurch sammelt sich eine so ungeheure Zahl von Eiern auf dem Boden der Pfütze an, die die Kolonie bewohnt, dass nach der Austrocknung, bei der nächsten Füllung der Lache mit Wasser trotz vielfacher Zerstörung und Verschwemmung von Eiern doch immer noch eine grosse Zahl übrig bleibt, um einer zahlreichen Kolonie den Ursprung zu geben.

Diese Form der parthenogenetischen Fortpflanzung ist für solche Fälle besonders passend, in denen die Art wirkliche vom Wetter völlig abhängige Regenpfützen bewohnt, die jeden Augenblick wieder verschwinden können. Hier ist die Zeit, während deren die Kolonie leben kann, oft eine so kurze, dass sie nicht genügen würde, um mehrere Generationen durch Sommer- oder Subitan-Eier auseinander hervorgehen zu lassen; ehe noch die parthenogenetischen Generationen abgelaufen wären, müssten alle durch plötzliches Austrocknen der Pfütze zu Grunde gehen, und die Kolonie wäre damit ausgestorben, denn die geschlechtliche Generation war noch nicht aufgetreten, Dauereier also noch nicht gebildet.

Man sollte nun danach denken, dass solche Crustaceen, welche, wie die Daphniden, sich durch diesen Modus der Wechselfortpflanzung entwickeln, in ganz ephemeren Wasser-Ansammlungen überhaupt sich nicht halten könnten. Allein die Natur hat auch hier einen Weg der Anpassung gefunden. Wie ich früher gezeigt habe¹⁾, sind solche Daphniden-Arten, welche kleine Pfützen bewohnen, so regulirt, dass sie zwar auch zuerst durch Jungferzeugung sich vermehren und dann erst auf geschlechtlichem Wege und durch Dauereier, aber nur die erste, aus den Dauereiern geschlüpfte Generation besteht rein nur aus Jungfernweibchen; schon die zweite enthält zahlreiche Geschlechtsthiere, so dass also bei der raschen Entwicklung der Thiere schon wenige Tage nach Gründung der Kolonie, d. h. nach dem Ausschlüpfen der ersten Generation, Dauereier gebildet und abgelegt werden, und damit der Fortbestand der Kolonie gesichert ist.

Aber auch bei den Daphniden kann die Wechselfortpflanzung in reine Parthenogenese übergehen, und zwar durch Ausfall der Geschlechtsgenerationen. Bei einigen Bosmina- und Chydorus-Arten scheint dies eingetreten zu sein, wenn vielleicht auch nur an solchen Kolonien, deren Bestand das ganze Jahr hindurch gesichert ist, also bei Seebewohnern und den Bewohnern nie zufried-

¹⁾ Weismann, Naturgeschichte der Daphnoiden, Zeitschrift f. wiss. Zool. XXIII, 1879.

render Wasserleitungen und Brunnen. Aber auch bei den Insekten ist bei einigen Arten (*Chermes abietis*) reine Parthenogenese auf ähnliche Weise entstanden, nämlich durch Ausfall der Männchen bei der zweiten Generation.

Keineswegs in allen Fällen liegen aber die Nützlichkeits-Motive, welche wir als Ursache eingetretener Parthenogenese ansehen dürfen, so klar vor. Manchmal hat es den Anschein, als herrsche dabei die vollste Willkür. So besonders bei der Parthenogenese der Muschelkrebse (*Ostracoden*). Hier pflanzt sich die eine Art rein nur durch Jungfernzeugung fort, die andere nur auf geschlechtlichem Wege, und eine dritte wechselt mit beiden Fortpflanzungsarten ab. Und doch stehen sich diese Arten alle sehr nahe, leben häufig miteinander an denselben Orten und scheinbar auch auf die gleiche Weise. Es ist aber dabei doch nicht zu vergessen, dass wir in die Einzelheiten des Lebens so kleiner Thiere nur mit grosser Schwierigkeit einigermaassen eindringen können, und dass da, wo für unsern Blick ganz gleiche Lebensverhältnisse vorliegen, dennoch tiefgreifende Unterschiede in Ernährung, Gewohnheiten, Feinden und Widerstandsmittel gegen Feinde, Angriffsmittel gegen Opfer bestehen können, die zwei am gleichen Orte lebende Arten doch auf eine ganz andere Existenz-Basis stellen. Dies kann nicht nur der Fall sein, sondern dies muss sogar meist so sein, sonst würden die Arten nicht auseinandergewichen sein.

Dass aber selbst bei ganz gleichen Lebensgewohnheiten, wie sie ja verschiedenen Kolonien ein und derselben Art zukommen, Verschiedenheit in der Fortpflanzungsweise vorkommt, kann entweder darauf beruhen, dass diese Kolonien unter verschiedenen äusseren Bedingungen leben, wie bei den oben erwähnten Daphniden *Bosmina* und *Chydorus*, oder aber darin, dass der Uebergang von der geschlechtlichen Fortpflanzung zur Parthenogenese nicht in allen Kolonien der Art sich mit gleicher Leichtigkeit und Schnelligkeit vollzieht. So lange in einer Apus-Kolonie immer noch Männchen auftreten, wird die sexuelle Fortpflanzung nicht ganz schwinden können. Wenn wir nun auch die Ursachen, welche das Geschlecht bestimmen, noch durchaus nicht mit Sicherheit bezeichnen können, so darf doch behauptet werden, dass sie in zwei weit von einander getrennten Kolonien verschieden sein können. Sobald aber einmal Parthenogenese ein Vorthail für die Art ist, und ihre Existenz besser sichert als geschlechtliche Fortpflanzung, werden nicht nur solche Kolonien im Vorthail sein, welche weniger Männchen hervorbringen, sondern innerhalb der zweigeschlechtlichen Kolonien müssen auch solche Weibchen im Vorthail sein, deren

Eier entwicklungsfähig sind, ohne dass eine Begattung vorhergegangen ist. Bei der Minderzahl der Männchen sind die anderen Weibchen nicht mehr sicher, der Befruchtung theilhaftig zu werden und entwicklungsfähige Eier abzulegen. Mit andern Worten: sobald überhaupt unter solchen Umständen Weibchen vorkommen, deren Eier von sich allein aus entwicklungsfähig sind, so bald muss auch die Entwicklungstendenz auf Beseitigung der geschlechtlichen Fortpflanzung gerichtet sein. Es scheint aber, dass wenigstens im Thierkreis der Gliederthiere die Fähigkeit, parthenogenetische Eier hervorzubringen, weit verbreitet ist.

6. Die Vererbungstheorie von Brooks¹⁾.

Die einzige Theorie der geschlechtlichen Fortpflanzung, welche wenigstens in einem Punkte mit der meinigen übereinstimmt, ist vor zwei Jahren von W. K. Brooks in Baltimore aufgestellt worden²⁾. Die Uebereinstimmung liegt darin, dass auch Brooks die geschlechtliche Fortpflanzung als das Mittel ansieht, dessen die Natur sich bedient, um Variationen hervorzubringen. Die Art, wie er sich vorstellt, dass die Variabilität entsteht, ist freilich weit von meiner Ansicht entfernt, wie wir denn überhaupt in der Grundanschauung auseinandergehen. Während ich die Continuität des Keimplasma's als Grundlage meiner theoretischen Auffassung der Vererbung hinstellte und deshalb dauernde und erbliche Veränderlichkeit nur dadurch entstanden denken kann, dass entweder äussere Einflüsse direkt das Keimplasma verändern, oder aber dass individuell verschiedenes Keimplasma zweier Individuen bei jeder Zeugung miteinander gemischt und zu den verschiedensten Combinationen verarbeitet wird, fusst Brooks im Gegentheil auf der Vererbbarkeit erworbener Abänderungen und derjenigen Anschauung, welche ich oben als den „Kreislauf des Keimplasma's“ bezeichnete.

Seine Theorie der Vererbung ist eine Modifikation der Darwin'schen Pangenesis. Auch er nimmt an, dass jede Zelle des Körpers höherer Organismen winzige Keimchen abwerfe, aber nicht immer und unter allen Umständen, sondern nur dann, wenn sie unter neue, ungewohnte Bedingungen geräth. So lange die gewöhnlichen Verhältnisse, an welche sie angepasst ist, anhalten, functionirt die Zelle in ihrer specifischen Weise als ein

¹⁾ Zusatz zu p. 331 u. f.

²⁾ Vergl. W. K. Brooks, „The law of Heredity a study of the cause of variation and the origin of living organismus.“ Baltimore 1883.

Theil des Körpers, sobald aber ihre Function gestört wird und ihre Lebensbedingungen ungünstig werden, „it throws off small particles which are the germs or gemmules of this particular cell“.

Diese Keimchen können dann nach allen Theilen des Organismus gelangen; sie können in ein Eierstocksei eindringen oder in eine Knospe, aber die männliche Keimzelle hat eine besondere Anziehungskraft, sie in sich zu sammeln und aufzuspeichern.

Variabilität entsteht nun nach Brooks dadurch, dass bei der Befruchtung sich jedes Keimchen der Samenzelle mit demjenigen Theil des Eies vereinigt, „der bestimmt ist, im Laufe der Entwicklung zu derjenigen Zelle zu werden, welche der entspricht, von welcher der Keim her stammt“.

Wenn nun diese Zelle im Nachkommen sich entwickelt, so muss sie als Bastard Neigung haben zu variiren. Ein Eierstocksei wird sich ganz ebenso verhalten, und so werden die betreffenden Zellen so lange variabel bleiben, bis eine günstige Abänderung von der Naturzüchtung aufgegriffen wird. Sobald dies eintritt, wird die „Keimchenproduktion aufhören, denn da der durch Selection bevorzugte Organismus seine Eigenschaften von einem Ei hat, und da dieses seine Eigenschaften auf das Ei der folgenden Generation überträgt, so wird der betreffende bevorzugte Charakter zum festen Rassen-Charakter werden und wird von nun an als solcher von Generation auf Generation übertragen werden.

Auf diese Weise glaubt Brooks zwischen Darwin und Lamarck zu vermitteln, indem er zwar die äussern Einflüsse den Körper oder einen Theil desselben variabel machen, die Natur der siegreichen Variation aber durch Selection bestimmen lässt. Ein Unterschied von Darwin's Auffassung ist allerdings vorhanden, wenn auch nicht in der Grundanschauung. Darwin lässt auch den Organismus durch äussere Einflüsse variabel werden und nimmt an, dass erworbene, d. h. durch äussere Einflüsse hervorgerufene Abänderungen sich dem Keim mittheilen und vererbt werden können. Aber nach seiner Ansicht gibt jeder Theil des Organismus fortwährend Keimchen ab, die sich in den Keimzellen des Thiers ansammeln können, nach Brooks nur solche Theile, welche sich unter unvortheilhaften Bedingungen befinden oder deren Function gestört ist (p. 82). Auf diese Weise sucht der geistreiche Verfasser die unglaubliche Anzahl von Keimchen herabzumindern, welche sich Darwin's Theorie in den Keimzellen ansammeln müssen und dabei zugleich zu zeigen, dass stets gerade

diejenigen Theile variiren müssen, die nicht mehr gut den Lebensbedingungen angepasst sind.

Ich fürchte nur, dass Brooks hier zwei Dinge zusammenwirft, die verschieden sind und die nothwendig getrennt behandelt werden müssen, will man nicht zu unrichtigen Schlüssen gelangen, nämlich die Anpassung eines Körpertheils an den ganzen Körper, und die Anpassung dieses selben Theils an die äussern Verhältnisse. Das Erste kann der Fall sein ohne das Zweite, und wenn das Zweite fehlt, so folgt daraus nicht im Geringsten schon das Erste. Wie sollen Theile abändern, die den äussern Lebensbedingungen zwar schlecht angepasst sind, dagegen mit den übrigen Theilen des Körpers in vollkommener Harmonie stehen? Wenn für das Abwerfen der Variation erzeugenden Keimchen die „Lebensbedingungen“ der betreffenden Zellen „ungünstig“ werden müssen, so tritt dies doch in einem solchen Fall offenbar nicht ein. Gesetzt, die Stacheln eines Igels seien nicht lang, oder nicht spitz genug, um dem Thier hinlänglichen Schutz zu verleihen, so kann doch daraus kein Anlass zum Keimchen-Abwerfen, d. h. zur Variabilität der Stacheln, hervorgehen, denn die Matrix der Stacheln befindet sich ja unter vollkommen normalen und günstigen Bedingungen, mögen die Stacheln nun länger oder kürzer sein. Sie werden ja nicht davon betroffen, wenn in Folge zu kurzer Stacheln mehr Igel zu Grunde gehen als für die Art gut ist. Oder nehmen wir eine Raupe, die braun gefärbt ist, viel besser aber grün wäre, wie soll eine ungünstige Bedingung ihrer Hautzellen daraus hergeleitet werden, dass in Folge der braunen Färbung zahlreichere Raupen von ihren Verfolgern entdeckt werden, als wenn sie grün wären? Und ganz ebenso steht es mit allen Anpassungen! Harmonie der Theile des Organismus ist die erste Bedingung der Lebensfähigkeit des Individuums; ist diese nicht vorhanden, so ist es eben krank, dadurch aber, dass ein Theil oder ein Charakter den äussern Lebensbedingungen nicht genügend angepasst ist, kann nimmermehr diese Harmonie, d. h. also die richtige Ernährung und Functionirung irgend eines Theils, irgend einer Zelle oder Zellengruppe gestört werden. Darwin lässt alle Zellen des Körpers fortwährend „Keimchen“ abgeben, und dagegen lässt sich zunächst nichts weiter sagen, als dass es nicht erwiesen und überaus unwahrscheinlich ist.

Ein weiterer wesentlicher Unterschied von Darwin's Pangenesis-Theorie liegt aber darin, dass Brooks den beiderlei Keimzellen eine verschiedene Rolle zuweist, indem er sie — wie oben schon angedeutet wurde — in verschiedenem Grade mit Keimchen beladen oder gefüllt sein lässt, die Eizelle mit viel weniger als

die Samenzelle. Ihm ist die Eizelle das konservative Princip, welches der Vererbung der ächten Rasse-Charaktere, oder der Art-Charaktere vorsteht, während er die Samenzelle für das fortschrittliche Element erklärt, welches die Variationen vermittelt.

Die Umwandlung der Arten soll also grösstentheils dadurch zu Stande kommen, dass Theile, die, durch äussere Einwirkung in ungünstige Lage versetzt, variirt haben, Keimchen abwerfen, diese den Samenzellen zusenden, und dass nun diese Samenzellen durch die Befruchtung die Variation weiter fortpflanzen. Eine Steigerung der Variation kommt dadurch zu Stande, dass die von der männlichen Keimzelle dem Ei zugeführten „Keimchen“ sich im Ei mit Theilchen „vereinigen oder conjugiren können, welche ihnen nicht genau äquivalent sind, vielmehr nur sehr nah verwandt.“ Brooks nennt dies eine „Bastardirung“, und da Bastarde variabler sind als reine Arten, so müssen also auch solche bastardirte Zellen variabler sein als andere.

Der Verfasser hat mit vielem Scharfsinn seine Theorie bis ins Einzelne auszuarbeiten und seine Annahmen, soweit möglich, durch Thatsachen zu stützen versucht. Es lässt sich auch nicht leugnen, dass es einzelne Thatsachen gibt, die so aussehen, als spiele die männliche Keimzelle eine andere Rolle bei der Bildung des neuen Organismus wie die weibliche.

So ist bekanntlich das Resultat der Kreuzung zwischen Pferd und Esel verschieden, je nachdem der Vater ein Pferd oder ein Esel war. Hengst und Eselin erzeugen das mehr pferdeähnliche Maulthier, Esel und Stute den dem Esel sehr ähnlichen Maulesel. Ich will davon absehen, dass viele Autoren, wie Darwin, Flourens und Bechstein, der Meinung sind, dass der Einfluss des Esels überhaupt der stärkere sei, im weiblichen Geschlecht aber weniger stark, und will die Meinung von Brooks annehmen, nach welcher der Einfluss des Vaters in beiden Fällen grösser ist als der der Mutter. Verhielte es sich so bei allen Kreuzungen verschiedener Arten, überhaupt bei allen normalen Befruchtungen innerhalb derselben Art, dann würden wir allerdings auf einen, wenigstens der Stärke nach verschiedenen Einfluss der männlichen und der weiblichen Keimzelle auf das gemeinsame Produkt schliessen müssen. So verhält es sich aber keineswegs. Selbst bei Pferden kommt auch der umgekehrte Fall vor. „Gewisse Stuten von Rennpferden überlieferten stets ihren eignen Charakter, während andere den des Hengstes überwiegen liessen.“

Beim Menschen überwiegt ebenso häufig die mütterliche als die väterliche Anlage, und obwohl in gewissen Familien die meisten Kinder dem Vater, in anderen die meisten der Mutter nachschlagen,

so gibt es doch wohl keine Familie mit zahlreichen Kindern, in denen alle Kinder vorwiegend demselben Erzeuger nachfolgen. Wenn wir nun, ohne einstweilen noch der tieferen Ursache nachzuspüren, das Ueberwiegen des einen Erzeugers auf eine grössere Stärke der „Vererbungskraft“ beziehen wollen, so werden wir also aus den Thatsachen nur das schliessen dürfen, dass diese „Vererbungskraft“ selten oder nie in den beiden zusammen sich conjugirenden Keimzellen genau gleich ist, sondern dass auch innerhalb derselben Art bald die männliche, bald die weibliche Zelle die stärkere ist, ja dass das Verhältniss dieser beiden Zellen wechselt, wenn sie von denselben beiden Individuen herühren. Wie wären denn sonst die Kinder derselben Aeltern stets wieder in verschiedener Weise aus den Vererbungstendenzen der beiden Aeltern gemischt? Es müssen also hier die nacheinander reifenden Eizellen derselben Mutter und ebenso die Samenzellen desselben Vaters verschieden sein in der Stärke ihrer Vererbungskraft. Wir können uns somit kaum darüber wundern, dass auch die relative Vererbungskraft der Keimzellen verschiedener Species eine verschiedene ist, wenn wir auch noch nicht einsehen, warum dies der Fall ist.

Es wäre übrigens nicht so schwierig, sich dies in allgemeiner Weise nach physiologischen Principien zurecht zu legen. Die Menge des Idioplasma's, welche in einer Keimzelle enthalten ist, ist sehr gering; sie muss während der Entwicklung des Organismus fort und fort durch Assimilation vermehrt werden. Sollte nun die Fähigkeit zu assimiliren beim Keimplasma und den aus ihm hervorgehenden Idioplasma der verschiedenen ontogenetischen Stufen nicht immer genau gleich sein bei der männlichen und weiblichen Keimzelle, so würde sich daraus ein rascheres Wachstum des väterlichen oder des mütterlichen Idioplasma's, und damit ein Ueberwiegen der väterlichen oder der mütterlichen Vererbungstendenzen ergeben. Offenbar gibt es nun niemals zwei Zellen der gleichen Art, die ganz identisch sind, und so werden sie auch in Bezug auf ihre Fähigkeit zu assimiliren kleine Unterschiede besitzen. Daraus erklärt sich die verschiedene „Vererbungskraft“ der in demselben Ovarium entstandenen Eizellen, noch leichter die verschiedene Vererbungskraft der in den Ovarien oder Spermatiden verschiedener Individuen derselben Art entstandenen Keimzellen, am leichtesten schliesslich die verschiedene Vererbungskraft der Keimzellen verschiedener Arten.

Natürlich ist diese „Vererbungskraft“ immer etwas relatives, wie man aus den Kreuzungen verschiedener Arten und Rassen leicht ersieht. So überwiegen bei Kreuzung der Pfauen-

taube mit der Lachtaube die Charaktere der Ersteren, bei der Kreuzung der Pfauentaube mit der Kropftaube aber die Charaktere der Letzteren¹).

Noch weniger ausreichend für Begründung der Brooks'schen Ansicht scheinen mir die Thatsachen zu sein, welche die Kreuzung von Bastarden mit der reinen Art und der daraus resultirende Grad von Variabilität der Nachkommen an die Hand gibt. Sie scheinen mir alle einer anderen Auslegung fähig, als sie ihnen Brooks zu Theil werden lässt. Wenn ferner Brooks für seine Ansicht noch die sekundären Geschlechtsunterschiede herbeizieht, so scheint mir auch hier seine Auslegung der Thatsachen sehr angreifbar. Daraus, dass die Männchen bei vielen Thierarten variabler sind oder stärker vom Urtypus abweichen als die Weibchen, kann man doch kaum schliessen, dass sie es sind, die Variabilität erzeugen. Gewiss hat bei vielen Arten das männliche Geschlecht in dem Umwandlungsprocess die Leitung übernommen, das weibliche Geschlecht ist nachgefolgt; allein dafür lassen sich unschwer bessere Erklärungen finden als die Annahme, „that something within the animal compels the male to lead and the female to follow in the evolution of new breeds“. Brooks hat mit vielem Scharfsinn einige Fälle herausgefunden, welche sich unter dem Darwin'schen Gesichtspunkt der geschlechtlichen Zuchtwahl nicht mit voller Sicherheit heute schon deuten lassen. Berechtigt dies aber schon dazu, das Princip für ungenügend zu halten und seine Zuflucht zu einer Vererbungstheorie zu nehmen, die ebenso complicirt als unwahrscheinlich ist? Die ganze Anschauung von der Uebertragung von „Keimchen“ aus den modificirten Körpertheilen in die Keimzellen beruht schon auf der unerwiesenen Voraussetzung: dass erworbene Charaktere vererbt werden können. Die Ansicht aber, dass die männliche Keimzelle eine andere Rolle zu spielen habe bei dem Aufbau des Embryo als die weibliche, scheint mir schon desshalb nicht haltbar, weil sie mit der einfachen Beobachtung in Widerspruch steht, dass die menschlichen Kinder im Ganzen ebensoviel vom Vater als von der Mutter erben können.

¹ Siehe Darwin, „Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustand der Domestikation“, Stuttgart 1873. Bd. II, p. 75.



ÜBER
DIE ZAHL DER RICHTUNGSKÖRPER
UND ÜBER IHRE BEDEUTUNG
FÜR DIE
VERERBUNG.

JENA 1887.

V O R W O R T.

Vorliegende Schrift steht in innerem Zusammenhang mit der Reihe von kleinen Schriften, welche seit dem Jahre 1881 von mir veröffentlicht wurden, deren erste „die Dauer des Lebens“ behandelte, die letzte „die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung“. Am genauesten schliesst sie sich an die „Continuität des Keimplasmas“ an, ja sie ist gewissermaassen gradezu aus dieser hervorgewachsen, indem sie anknüpft an die dort gegebene Erklärung von der Bedeutung der „Richtungskörperchen“ des thierischen Eies. Diese ruhte auf einem, wie ich heute mit noch grösserer Sicherheit glauben darf, guten und soliden Fundamente, auf dem Gedanken nämlich, dass in der Eizelle von hoher histologischer Differenzirung zwei verschiedenartige Kernsubstanzen nacheinander zur Geltung kommen. Fortgesetzte Untersuchung hat mir indessen gezeigt, dass die auf diesen Gedanken aufgebaute Erklärung nur zur Hälfte zutrifft, dass sie das Wesen der Richtungskörper-Bildung nicht erschöpft. Sie um einen wesentlichen Theil zu ergänzen, hofft die vorliegende Abhandlung, und damit zugleich neues Licht zu werfen auf das Räthsel der geschlechtlichen Fortpflanzung und der von ihr abzuleitenden Parthenogenese.

Gewiss kann es sich auch hier nur um den Versuch einer Erklärung handeln, um eine Hypothese, nicht um das unanfechtbare Resultat des mathematischen Calcüls. Allein das ist für jetzt das Schicksal jeder biologischen Forschung, da der mathematische Schlüssel zur Eröffnung der Geheimnisse des Lebens noch immer

nicht gefunden worden ist, und seine Entdeckung wohl auch noch ein wenig auf sich warten lassen wird. Wenn ich indessen auch nur eine Hypothese bieten kann, so hoffe ich, ist es doch keine willkürlich ersonnene und deshalb von heute auf morgen vergängliche, sondern eine aus dem sichern Boden der Thatsachen auf natürlichem Wege hervorgewachsene.

Kaum irgend Etwas ist im Stande, der Hypothese den Stempel der Wahrheit so sehr aufzuprägen, wie der Umstand, dass unter ihrem Lichte nicht nur die Thatsachen verständlich erscheinen, für deren Erklärung sie aufgestellt wurde, sondern auch ferner liegende Erscheinungsgruppen. Grade dieses aber scheint mir hier zuzutreffen, indem die hier gegebene Deutung der Richtungskörper und die daraus abgeleiteten Vorstellungen von sehr verschiedenen Seiten her die Thatsachen der Fortpflanzung, Vererbung, ja auch der Artumwandlung, zu einem zwar bei Weitem nicht lückenlosen, aber doch harmonischen und deshalb befriedigenden Gesamtbild vereinigen.

Die neuen Thatsachen, auf welche sich die hier entwickelten Ansichten gründen, werden an dieser Stelle nur kurz ihrem wesentlichsten Inhalte nach vorgeführt werden. Es war mir hier in erster Linie um ihre geistige Verarbeitung zu thun, nicht um ihre ausführliche Darlegung. Diese Letztere wird an anderem Ort und in allernächster Zeit erfolgen, begleitet von den dazu nöthigen Abbildungen.

Freiburg i. Br., 30. Mai 1887.

Der Verfasser.

INHALTSÜBERSICHT.

	Seite
I. Das parthenogenetische und das befruchtungsbedürftige Ei	403
Vorgang der Richtungskörper-Bildung weit verbreitet .	403
Bedeutung der Richtungskörper nach Minot, Balfour und van Beneden	405
Eigne Hypothese von der Entfernung des „histogenen“ Kerntheils	411
Entscheidung durch die Entdeckung von Richtungs- körpern bei parthenogenetischen Eiern	412
Parthenogenetische Eier bilden nur einen Richtungs- körper, befruchtungsbedürftige deren zwei	413
Parthenogenese beruht auf dem Zurückbleiben des Kern- theils im Ei, der mit dem zweiten Richtungskörper sonst ausgestossen wird	413
Geschichte dieser Entdeckung	415
II. Bedeutung des zweiten Richtungskörpers	422
Widerlegung der Minot'schen Theorie	423
Die zweite Theilung der Richtungsspindel bedeutet eine Reduction der Ahnen-Keimplasmen	423
Die theoretische Nothwendigkeit einer solchen Reduction	425
Phyletische Entstehung des Keimplasmas der heutigen Arten	427
Die geforderte Reduction entsteht durch eine besondere Art der Kerntheilung	429
Die Reductionstheilung ist wahrscheinlich schon be- obachtet worden	431
E. van Beneden's und Carnoy's Beobachtungen	432
Zwei verschiedenartige physiologische Wirkungen der Karyokinese	436

	Seite
Bedeutung der direkten (amitotischen) Kerntheilung .	438
Gründe, welche dafür sprechen, dass die Reductions- theilung des Eikerns am Ende der Ovogenese liegt	439
Sie ist in der Abschnürung des zweiten Richtungs- körpers zu sehen	442
Entstehungsgeschichte dieser Ansicht	443
III. Die Verhältnisse bei den männlichen Keimzellen . .	445
Auch die männlichen Keimzellen bedürfen einer Re- ductionstheilung	445
Das Keimplasma der Eltern muss in den Keimzellen des Kindes wieder enthalten sein	446
Vorteile, welche dem Ei aus dem späten Eintritt der Reductionstheilung erwachsen	448
Ursachen der ungleichen Theilung bei der Ab- trennung der Richtungskörper	449
Wegfall dieser Ursachen bei den Spermazellen	450
Die Spermatogenese weist verschiedene Arten der Kern- theilung auf	451
Einige davon können als Reductionstheilungen gedeutet werden	451
Der „Nebenkern“ der Spermatiden enthält wohl das „histogene“ Kernplasma	453
IV. Die Verhältnisse bei den Pflanzen	455
V. Folgerungen in Bezug auf Vererbung	458
Die Keimzellen eines Individuums enthalten ungleiche Combination von Vererbungstendenzen	459
Ungleichheit der Kinder eines Elternpaares	459
Identität bei Zwillingen, die aus einem Ei stammen	461
VI. Zusammenfassung	463





I. DAS PARTHENOGENETISCHE UND DAS BEFRUCHTUNGSBEDÜRFTIGE EI.

Bisher legte man keinen Werth darauf, ob von dem Ei einer Thierart ein oder zwei Richtungskörper abgeschnürt werden. Von vielen Beobachtern und bei vielen verschiedenen Thierformen, hohen wie niederen, waren zwei solche Körper beobachtet worden, bei andern Arten nur einer, bei wieder andern deren drei, vier und fünf (Bischoff beim Kaninchen), manche Beobachter erwähnten überhaupt nicht die Zahl der von ihnen beobachteten Richtungskörper und begnügten sich damit, nur einfach von „Richtungskörpern“ zu sprechen. Wie hätte man auch grade der Zahl dieser Körper besondere Bedeutung beilegen und besondere Aufmerksamkeit schenken sollen, so lange man in ihrer Bildung noch einen Vorgang von untergeordneter physiologischer Bedeutung sah, ein „Exkret“ des Eies, einen „Reinigungsprocess“ des Eies, eine „Verjüngung“ des Kerns, sogar „den Koth des Eies“, oder auch nur eine blosser historische Reminiscenz an uralte Vorgänge, aber heute ohne jede physiologische Bedeutung. Besonders die letzte Vermuthung entbehrte auch keineswegs stützender Gründe. War man doch noch vor einem Jahrzehnt weit entfernt, das Auftreten der Richtungskörper als eine allgemeine, allen thierischen Eiern zukommende Erscheinung nachweisen

zu können, und noch 1880 sagte Balfour in seinem vortrefflichen „Handbuch der vergleichenden Embryologie“: „Es ist sehr leicht möglich, um nicht zu sagen wahrscheinlich, dass“ die Bildung von Richtungskörpern „allgemein im Thierreich vorkommt; aber der gegenwärtige Zustand unseres Wissens berechtigt uns noch nicht, dies bestimmt auszusprechen“. Streng genommen sind wir auch heute noch nicht dazu berechtigt, denn noch sind Richtungskörper bei manchen Thiergruppen noch immer nicht nachgewiesen, so bei Reptilien und Vögeln, allein in bei weitem den meisten grossen Gruppen des Thierreichs kennt man sie, und überall, wo in neuerer Zeit und mit der vervollkommenen Technik unserer Tage nach ihnen gesucht wurde, da gelang es auch, sie zu finden¹⁾.

Vor Allem war es die tiefere Einsicht in den Befruchtungsvorgang, welche dazu führte, auch den die Befruchtung vorbereitenden Erscheinungen grösseres Interesse und ein genaues Studium zuzuwenden.

O. Hertwig²⁾ und Fol³⁾ zeigten, dass die Abschnürung der Richtungskörper mit einer Theilung der Kernsubstanz des Keimbläschens verbunden ist, Hertwig und Bütschli⁴⁾ wiesen dann die Zellnatur des aus dem Ei ausgestossenen

¹⁾ Den jüngsten Beleg dazu bildet die schöne Arbeit von O. Schultze, „Ueber die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies“ (Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 45, 1887). Es wird hier der Nachweis geliefert, dass sowohl beim Axolotlei, als bei dem Froschei zwei Richtungskörper ausgestossen werden, obgleich alle früheren Beobachter, unter ihnen auch O. Hertwig, dieselben nicht hatten auffinden können, und das Resultat des Letzteren in einer besonders darauf gerichteten Untersuchung in die Worte zusammengefasst wurde: „Das Keimbläschen wandelt sich hier in modificirter Weise um“ (Befrucht. des thier. Eies, III, p. 81).

²⁾ O. Hertwig, „Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies“, I, II und III. Morpholog. Jahrbuch 1875—1877.

³⁾ H. Fol, „Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux“. Genève—Bale—Lyon, 1879.

⁴⁾ Bütschli, „Entwicklungsgeschichtliche Beiträge“, Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. 29, p. 237. 1877.

Körpers nach und bahnten so der Auffassung den Weg, in dem Vorgang der Richtungskörper-Bildung eine allerdings sehr ungleiche Zelltheilung zu sehen. Aber auch jetzt hatte man noch keine Veranlassung, grade auf die Zahl der Körper besonderes Gewicht zu legen, nicht einmal dann, wenn man mit Minot¹⁾, Balfour²⁾ und van Beneden dem Vorgang eine hohe physiologische Bedeutung beilegte und in dem ausgestossenen Stück den männlichen Theil der vorher zwittrigen Eizelle zu erkennen glaubte. Man konnte ja nicht wissen, wie sich die Volumina des vermeintlichen männlichen und des weiblichen Theils der Eizelle zu einander verhielten, und es war a priori nicht zu sagen, ob dieser männliche Theil in einer, zwei oder mehreren Portionen aus dem Körper der Eizelle herausgeschafft werden musste.

Ja selbst, nachdem sich hauptsächlich durch Strasburger's Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang der phanerogamen Pflanzen die Ueberzeugung Bahn gebrochen hatte, dass die wesentliche Substanz bei der Befruchtung die Kernsubstanz sei, und dass somit die Hertwig'sche Ansicht richtig, und der Befruchtungsvorgang im Wesentlichen eine Kern-Copulation sei, selbst dann war man noch nicht nothwendig darauf hingewiesen, in der Zahl der Theilungen, welche der Kern des reifen Eies als Vorbereitung zur Befruchtung durchmacht, ein wesentliches Moment zu sehen.

So verhielt es sich noch zu der Zeit, als ich selbst einen Versuch machte, die Bedeutung der Richtungskörperbildung zu ergründen. Ich fusste auf der erwähnten, damals grade zum Durchbruch kommenden Vorstellung, dass das Idioplasma Nägeli's im Zellkern liege, dass also das Kernplasma die für Form und Leistung bestimmende Substanz enthalte. Daraus folgte, dass auch das „Keimplasma“, d. h. die Substanz,

1) C. S. Minot, „Account etc.“, Proceedings Boston Soc. nat. hist. Vol. XIX, p. 165. 1877.

2) F. M. Balfour, „Handbuch der vergleichenden Embryologie“, übersetzt von Vetter. Jena 1880.

welche die Art und Weise der Embryonalentwicklung der Eizelle bestimmt, im Kernplasma der Eizelle enthalten sein muss. Der Begriff des Keimplasmas war schon vor dem Erscheinen des an fruchtbaren Gedanken so reichen Nägeli'schen Buches¹⁾ von mir aufgestellt worden²⁾, und fällt nicht ganz zusammen mit dem Nägeli'schen Begriff des Idioplasmas; es ist nur eine bestimmte Form des Idioplasmas, nämlich das der Keimzelle, das wichtigste von allen Idioplasmen, insofern alle übrigen daraus hervorgehen und nur ontogenetische Entwicklungsstufen desselben sind. Ich suchte zu zeigen, dass diese ontogenetischen Entwicklungsstufen des Keimplasmas sich immer mehr und mehr von dem ursprünglichen molekulären Bau desselben entfernen müssen, bis sie am Ende der Embryogenese einen ganz specialisirten Charakter angenommen haben, wie er der Hervorrufung specifischer Gewebezellen entspricht. Es schien mir nun nicht denkbar, dass das in den Kernen der Gewebezellen enthaltene, specialisirte Idioplasma sich wieder in die Anfangsstufe der ganzen Entwicklungsreihe sollte zurückverwandeln, dass es seinen specialisirten Charakter ablegen und wieder den allgemeinen der Keimsubstanz sollte annehmen können. Ich will die Gründe nicht wiederholen, welche mich zu dieser Vorstellung bestimmten, sie scheinen mir auch heute noch ausschlaggebend. Nimmt man sie einmal als zureichend an, so ergibt sich weiter eine interessante Folgerung auf die Keimzelle, zum mindesten doch auf solche Keimzellen, welche, wie die meisten thierischen Eier, ein specifisches, histologisches Gepräge besitzen. Denn offenbar weist dieses auf ein schon sehr specialisirtes, histogenes Idioplasma hin, welches somit im Kern dieser Eizellen seinen Sitz haben muss; andererseits aber wissen wir, dass nach Vollendung seines Wachstums, seiner Dotter- und

¹⁾ Nägeli, „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre“. München und Leipzig 1884.

²⁾ Weismann, „Ueber die Vererbung“, Jena 1883, und „Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung“, Jena 1885.

Schalenbildung das Ei Keimplasma enthält, da es sich zum Embryo zu entwickeln im Stande ist. Wir haben also hier gewissermaassen zwei Naturen in einer Zelle, welche nach einander zur Geltung kommen und die wir der dargelegten Grundanschauung nach nur auf die Anwesenheit zweier differenter Idioplasmen beziehen können, die nach einander die Eizelle beherrschen und ihre Leistungen bestimmen. Zuerst leitet histologisch specialisirtes Kernplasma die Histogenese des Eies und drückt demselben ein specifisches histologisches Gepräge auf, dann tritt Keimplasma an die Stelle und zwingt das Ei zum Aufbau des Embryo. Wenn nun das histogene oder ovogene Kernplasma der Eizelle zwar wohl aus Keimplasma hervorgehen, nicht aber sich in dasselbe zurückverwandeln kann (das Specialisirte kann aus dem Allgemeinen hervorgehen, nicht aber umgekehrt das Allgemeine aus dem Specialisirten), so gelangte man zu der Vorstellung, dass aus dem schon in den jüngsten Eizellen vorhandenen Keimplasma sich zunächst ein specifisch histogenes, oder ovogenes Kernplasma bilde, welches die Eizelle beherrscht bis zu ihrer Reife, dann aber durch den inzwischen herangewachsenen Rest unveränderten Keimplasmas verdrängt und nun mit Hülfe von Kerntheilungen und in Gestalt von Richtungskörpern aus dem Ei entfernt werde. Die Bildung von Richtungskörpern bedeutete mir: die Entfernung des ovogenen Kerntheils aus der reifen Eizelle¹⁾. Dieselbe war unerlässlich, sobald in der That eine Rückverwandlung im Keimplasma nicht eintreten kann; das ovogene Idioplasma war dann nach Reifung des Eies nicht weiter zu verwenden, ja es musste sogar dem Eintritt der

¹⁾ Diese Schlussfolgerung von der Entstehung ovogenen Idioplasmas aus dem Keimplasma u. s. w. halte ich auch heute noch für vollkommen richtig, bis auf die Deutung des ersten Richtungskörpers, als Ausstossung desselben aus dem Ei. Wir wissen heute, dass die Richtungskörper Keimplasma enthalten (vergl. Aufsatz XII). Eine Entfernung des ovogenen Idioplasmas braucht desshalb nicht stattzufinden, weil — wie ich heute annehme — dasselbe während der Eireifung verbraucht wird. W. 1892.

Embryonalentwicklung hinderlich sein, da zwei verschiedenartige Kräfte das Ei unmöglich in der gleichen Weise bestimmen können, wie eine von ihnen allein es gethan hätte. Wenn also die Embryonalbildung vor sich gehen sollte, so musste vorher der Einfluss des ovogenen Idioplasmas beseitigt werden, so schloss ich. Auf diese Weise schienen mir nicht nur die gewöhnlichen Fälle von Ei- und Embryonalbildung leichter verständlich zu werden, sondern vor Allem auch jene seltneren Fälle, in denen ein und dieselbe Species zwei Arten von Eiern hervorbringt, „Sommer- und Wintereier“, die nicht nur in der Grösse verschieden sind, sondern auch in der Beschaffenheit des Dotters und der Schale, während doch genau der gleiche Embryo aus beiden hervorgeht. Letzteres setzt voraus, dass sie auch genau dasselbe Keimplasma im Kern enthalten, Ersteres aber verlangt die Annahme, dass das Kernplasma in beiden verschieden sei, denn das histologische Gepräge der beiden Eiarten ist ein durchaus verschiedenes.

Da bei Kerntheilungen gleiche Massen von einander geschieden werden, so musste ich weiter schliessen, dass die Ausstossung des ovogenen Kernplasmas erst dann eintreten könne, wenn das Keimplasma im Kern der Eizelle wieder soweit herangewachsen ist, dass es als ebenbürtige Hälfte der ovogenen Kernsubstanz gegenübertreten kann. Wie sich nun aber die Massen heterogener Kernsubstanzen zu einander verhalten müssen, damit Kerntheilung eintritt, das wissen wir nicht, und so konnte man auch von dieser Hypothese aus wenigstens nicht mit Sicherheit auf die Nothwendigkeit von einmaliger oder zweimaliger Theilung des Eikerns schliessen. Es war nicht gradezu undenkbar, dass das ovogene Kernplasma voluminöser sei, als das Keimplasma und dass es erst durch zwei successive Theilungen des Kerns vollkommen entfernt werden könne. Ich gestehe zwar, dass mir diese Annahme einiges Unbehagen verursachte, allein es fehlte zunächst an einer sicheren Handhabe, um hier tiefer einzudringen, und so begnügte ich mich einstweilen damit,

überhaupt eine Erklärung des physiologischen Werthes der Richtungskörper gefunden zu haben, es der Zukunft überlassend, zu entscheiden, ob sie nicht bloß richtig, sondern auch erschöpfend sei. Dieselbe scheint bei einigen unserer besten Forscher nur geringen Beifall gefunden zu haben. Hensen¹⁾ kann meine „Gründe für eine Unterscheidung von Keimplasma und histogenem Plasma“ im Kern der Eizelle „nicht für zwingend anerkennen“, was sie vielleicht bisher auch noch nicht waren, und O. Hertwig²⁾ erwähnt meine Ansicht in seinem „Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte“ überhaupt nicht. Die Minot'sche Hypothese wird besprochen, der Bütschli'schen³⁾ aber der Vorzug eingeräumt, obschon diese beiden Hypothesen ganz wohl beide zugleich angenommen werden könnten, da sie keine Gegensätze sind; die erste ist eine rein physiologische, die andere eine rein morphologische Erklärung. Diesen Erfahrungen gegenüber möchte ich doch nochmals betonen, dass meine Hypothese eine einfache logische Consequenz aus dem Satz ist, dass die Kernsubstanz das Wesen einer Zelle bestimmt. Wie das geschieht, ist eine Frage, die zunächst nicht hierher gehört; wenn es nur feststeht, dass es so ist, so folgt aus der histologisch specialisirten Natur einer Zelle, dass sie auch ein dem entsprechendes Kernplasma enthält. Nun enthält das Ei aber auch Keimplasma, sobald es gereift ist, und es bieten sich also nur zwei Möglichkeiten: entweder das vorher ovogene Kernplasma vermag sich wieder in Keimplasma zu verwandeln, oder es vermag dies nicht. Ganz abgesehen nun von den Gründen, welche man für die eine oder die andere Möglichkeit anführen könnte, scheint mir hier die Thatsache ins Gewicht zu fallen, dass wirklich ein Körper vom reifen Ei

¹⁾ Hensen, „Die Grundlagen der Vererbung“. Zeitschr. f. wiss. Landwirthschaft. Berlin 1885, p. 749.

²⁾ O. Hertwig, „Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere“. Jena 1886.

³⁾ Bütschli, „Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogenannten Richtungskörperchen“. Biol. Centralblatt, Bd. VI, p. 5. 1884.

ausgestossen wird, und noch weit mehr, dass dieser Körper Kernplasma der Eizelle enthält! Man könnte meinen, dass ein solcher Vorgang, wie ich ihn annehme, ohne Analogie sei, aber mit Unrecht, denn jede Embryogenese enthält zahlreiche Zelltheilungen, durch welche ungleiche Kernplasmen von einander getrennt werden müssen, und in allen diesen können wir uns den Vorgang auch nicht anders vorstellen, als dass die beiden verschiedenen Qualitäten von Kernplasma vorher in der Mutterzelle vereinigt waren, wenn wohl auch ihre Differenzirung erst in die letzte Periode vor der Zelltheilung fiel. — Vielleicht sind die gleich anzuführenden neuen Thatsachen und die daraus abgeleiteten Anschauungen im Stande, auch den beiden genannten Forschern meine Hypothese vom histogenen Kernplasma der Keimzellen in günstigerem Lichte erscheinen zu lassen.

Zunächst hat sie wenigstens das eine Verdienst, mich auf gute Pfade geleitet zu haben.

Wenn wirklich die Richtungskörper die Bedeutung hatten, das „ovogene“ Kernplasma aus dem reifen Ei zu entfernen, dann mussten sie sich auch bei parthenogenetischen Eiern finden, denn diese besitzen ebensogut eine specifische histologische Structur, wie die der Befruchtung bedürftigen Eier. Gelang es also bei Eiern, welche sich durch Parthenogenese entwickeln, die Abschnürung von Richtungskörpern zu beobachten, so war damit zwar noch kein förmlicher Beweis für meine Deutung derselben geführt, aber es war doch eine Thatsache gewonnen, die mit ihr im Einklang stand, und eine Vermuthung beseitigt, welche, wenn sie sich bestätigt hätte, ihr verderblich geworden wäre. Minot, Balfour und E. van Beneden mussten von ihrem Standpunkte aus das Fehlen von Richtungskörpern bei parthenogenetischen Eiern postuliren, und die Thatsachen hatten bisher mehr für sie zu sprechen geschienen, insofern es trotz mehrfachen Bemühungen doch niemals gelungen war, die Bildung dieser Körper bei parthenogenetischen Eiern zu erweisen.

Im Sommer 1885 gelang es mir zuerst, die Ausstossung

eines Richtungskörpers bei dem parthenogenetischen Sommerei einer Daphnide, des Polyphemus Oculus, festzustellen¹⁾. So war also meine Deutung des fraglichen Vorgangs gestützt, und zugleich — wie es wenigstens zunächst scheinen musste — der Stab über die Minot'sche Deutung der Richtungskörperchen gebrochen; denn wenn auch nur bei einer einzigen Art von parthenogenetischen Eiern Richtungskörper gebildet werden, wie bei den befruchtungsbedürftigen Eiern, so kann die Ausstossung von Richtungskörpern nicht die Entfernung des männlichen Elementes aus dem Ei bedeuten.

Uebrigens war der Wunsch, über die Bedeutung der Richtungskörper ins Klare zu kommen, nicht das einzige Motiv meiner Untersuchungen gewesen. Ich hoffte vielmehr zugleich auf diesem Wege in das Wesen der Parthenogenese tiefer eindringen zu können.

In der Schrift „über die Continuität des Keimplasmas“ hatte ich im dritten Abschnitt „über das Wesen der Parthenogenese“ mir klar zu werden versucht und war zu dem Schluss gekommen, dass der Unterschied zwischen dem Ei, welches fähig ist, sich ohne Befruchtung zu entwickeln, und demjenigen, welches der Befruchtung bedarf, in der Masse des Keimplasmas liegen müsse, welches im Ei enthalten ist. Ich nahm an, dass das reife parthenogenetische Ei nahezu doppelt soviel Keimplasma in seinem Kern enthalten müsse, als in dem befruchtungsbedürftigen Ei unmittelbar vor der Befruchtung enthalten ist, oder vielmehr, ich stellte mir vor, dass die Masse des Kernplasmas, welches nach Ausstossung der Richtungskörper noch im Ei zurückbleibt, bei beiden Eiern gleich sei, dass aber parthenogenetische Eier die Fähigkeit besäßen, diese Masse durch Wachsthum aufs Doppelte zu vermehren, und so aus eigener Kraft dieselbe Quantität von Keimplasma zu erzeugen, welche bei dem befruchtungs-

¹⁾ Diese Beobachtung wurde zuerst kurz mitgetheilt in meiner Schrift: „Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung“. Jena 1885, p. 122.

bedürftigen Ei durch das Hinzutreten des Spermakerns gebildet wird. Das war nur eine Hypothese, und „die ganzen Erwägungen“, welche zu ihr geführt hatten, „ruhten, soweit sie ins Einzelne gingen, auf willkürlicher Annahme“, aber die Grundvorstellung, dass die Masse des Kerns entscheidet, ob die Embryobildung eintritt ohne Befruchtung, oder nicht, schien mir damals schon sicher und als ein „aus den That-sachen hervorgehender Schluss“. Es schien mir auch nicht unmöglich, seine Richtigkeit gradezu zu erweisen, vielmehr wies ich darauf hin, dass durch Vergleichung der Kernmasse des parthenogenetischen und des befruchtungsbedürftigen Eies womöglich bei ein und derselben Art sich die Frage entscheiden lassen müsse (a. a. O. p. 102).

So erwuchs mir denn die Aufgabe, diese Vergleichung vorzunehmen. Das Ergebniss derselben war zunächst das schon erwähnte, dass auch bei Parthenogenese Richtungskörper gebildet werden; allein schon bei der ersten mit Erfolg untersuchten Art zeigte sich eine weitere Thatsache, die, wenn sie allgemein war und allen parthenogenetischen Eiern eigenthümlich, durchaus bedeutungsvoll sein musste: die Reifung des parthenogenetischen Eies ist mit der Ausstossung **eines** Richtungskörpers verbunden, oder anders ausgedrückt: die Kernsubstanz des Keimbläschens wird nur einmal halbt, nicht wie bei den Eiern so zahlreicher anderer Thiere mit befruchtungsbedürftigen Eiern zweimal. War dies ein allgemeiner Unterschied zwischen parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern, so war also damit meine oben dargelegte Hypothese „in ihrer Grundvorstellung“ in der That als richtig erwiesen; die Masse der Kernsubstanz entscheidet über die Fähigkeit des Eies, die Embryonalentwicklung durchzuführen, sie ist bei dem parthenogenetischen Ei doppelt so gross, als bei dem befruchtungsbedürftigen. Im Einzelnen aber war ich irre gegangen, denn der Unterschied in der Masse der Kernsubstanz wird nicht dadurch hervorgebracht, dass beide durch die Ausstossung zweier Richtungskörper zuerst auf $\frac{1}{4}$ ihrer ursprünglichen

Kernsubstanz reducirt werden, und dass dann das parthenogenetische Ei seine Kernmasse durch Wachsthum wieder aufs Doppelte steigert, sondern dadurch, dass die Reduction der ursprünglich vorhandenen Kernsubstanz in einem Falle eine geringere ist, als im andern; beim parthenogenetischen Ei wird sie durch einmalige Kerntheilung nur auf die Hälfte reducirt, beim befruchtungsbedürftigen Ei durch zwei successive Theilungen auf ein Viertel. Es lag nahe, den weiteren Schluss aus dieser Thatsache — falls sie sich als allgemein bestätigte — zu ziehen, dass die Bedeutung des ersten Richtungskörperchens eine andre sein müsse, als die des zweiten; nur das eine konnte die Entfernung des „ovogenen“ Kernplasmas aus dem reifen Ei bedeuten, das zweite aber war offenbar eine Reduction des Keimplasmas selbst auf die Hälfte. Grade dieser Punkt schien mir von grosser Bedeutung, weil, wie ich schon längst erkannt hatte und wie weiter unten gezeigt werden soll, die Vererbungstheorie zu der Annahme zwingt, dass jeder Befruchtung eine Halbierung der Anzahl von Idioplasmen vorhergehen muss, welche in den Kernen des elterlichen Individuums vorhanden waren.

Ehe man aber den Sinn der Erscheinungen näher zu ergründen suchte, war es unerlässlich, die Allgemeinheit derselben festzustellen. Es gab zwei Wege, um dazu zu gelangen und den Nachweis zu führen, dass in der That parthenogenetische Eier allgemein nur ein Richtungskörperchen ausstossen, befruchtungsbedürftige aber deren zwei. Man konnte versuchen, bei Arten, welche sich sowohl parthenogenetisch, als zweigeschlechtlich fortpflanzen, die Reifungserscheinungen an beiderlei Eiern zu beobachten — das wäre die einfachste Entscheidung gewesen, vorausgesetzt, dass man sie an einer für den Induktionsbeweis genügenden Zahl von Arten durchführen konnte. Aber auch der andere Weg stand frei, welcher sogar der einzige gewesen sein würde, falls es keine Thiere mit zweierlei Art von Fortpflanzung gäbe; man konnte ver-

suchen, bei einer grösseren Zahl von parthenogenetischen Eiern, womöglich aus verschiedenen Thiergruppen, die Reifungserscheinungen festzustellen und sie dann mit dem zu vergleichen, was wir über die Ausstossung der Richtungskörper bei befruchtungsbedürftigen Eiern so vieler Thierarten bereits Sicheres wissen.

Ich habe beide Wege zugleich eingeschlagen und auf dem zweiten derselben bin ich schon vor geraumer Zeit zu dem sicheren Ergebniss gelangt, dass in der That der oben bezeichnete Unterschied ein allgemeiner und durchgreifender ist. Es zeigte sich, dass bei allen parthenogenetischen Eiern, welche ich mit dem werthvollsten Beistand meines Schülers, des Herrn Ischikawa aus Tokio, noch ferner untersuchte, nur ein primäres Richtungskörperchen gebildet wird, und andererseits ergab mir eine möglichst umfassende Durchforschung der Litteratur, dass nicht ein einziger zweifelloser Fall bekannt ist, in welchem bei befruchtungsbedürftigen Eiern nur ein Richtungskörper ausgestossen wird, dass hingegen sehr zahlreiche Fälle aus beinahe allen Thiergruppen vorliegen, in welchen es vollkommen sicher ist, dass deren zwei successiv gebildet werden. Manche ältere Beobachtungen sind dabei nicht zu gebrauchen, weil sie nur einfach die Anwesenheit von zwei Richtungskörpern erwähnen, ohne dass in den Beobachtungen ein Anhalt dafür geboten wäre, ob dieselben successiv vom Ei sich ablösen und nicht etwa erst durch nachträgliche Theilung eines einzigen vom Ei ausgestossenen Körpers entstanden waren. Auch bei Parthenogenese werden meistens zwei Richtungskörper gebildet, allein sie gehen aus einer solchen nachträglichen Theilung des einen vom Ei sich lösenden Körpers hervor. Diese nachträglichen Theilungen haben aber für das Ei und damit auch für die Deutung des Vorgangs nur eine untergeordnete Bedeutung. Das Wesen des Vorgangs liegt darin, dass bei Parthenogenese der Kern der Eizelle sich nur einmal theilt, bei Befruchtungsbedürftigkeit zweimal, nicht darin, ob der ausgestossene Kern- und Zell-

theil sich später direkt auflöst, oder erst nach vorhergegangener Theilung. Man wird also unterscheiden müssen zwischen primären und sekundären Richtungskörpern. Thut man dies und lässt alle zweifelhaften Fälle der Litteratur bei Seite, so bleibt eine so grosse Zahl sicherer Beobachtungen übrig, dass die Thatsache als festgestellt betrachtet werden darf, dass bei allen befruchtungsbedürftigen Eiern zwei primäre Richtungszellen abgelöst werden, niemals weniger und niemals mehr.

Daraus ergab sich nun also der, wie ich glaube, recht bedeutungsvolle Satz: Der Unterschied zwischen parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern liegt darin, dass bei ersteren nur eine primäre Richtungszelle ausgestossen wird, bei den letzteren deren zwei.

Als ich im Juli 1886 eine kurze Mittheilung¹⁾ über einen Theil der an parthenogenetischen Eiern gemachten Beobachtungen veröffentlichte, beschränkte ich mich ganz auf die Thatsachen und erwähnte diese Folgerung aus ihnen noch nicht, einfach deshalb, weil ich wünschte, erst dann damit hervortreten, wenn ich auch auf dem ersten der beiden bezeichneten Wege genügende Beobachtungen gewonnen hätte. Ich würde gern das gesammte aufzubringende Beweismaterial auf einmal vorgelegt haben, ehe ich es unternahm, mit den weittragenden Schlüssen hervortreten, die sich mir aus dem neu gewonnenen Satz ergeben hatten. Leider zeigte sich das Untersuchungsmaterial, auf welches ich meine Hoffnung eines unmittelbar bevorstehenden Abschlusses der Untersuchungen damals gegründet hatte, als weniger günstig, wie ich angenommen hatte. Viele hundert Schnitte durch frisch abgelegte Wintereier von *Bythotrephes longimanus* wurden vergeblich angefertigt; sie gaben nicht den gehofften Aufschluss,

¹⁾ Weismann, „Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern“. Zool. Anzeiger 1886, p. 570.

und fortgesetzte Untersuchung an anderem Material hat zwar zu besseren Resultaten geführt, ist aber auch jetzt noch nicht vollständig abgeschlossen.

Ich würde desshalb auch jetzt noch nicht mit dem oben aufgestellten Satz hervorgetreten sein, wenn nicht von andrer Seite her derselbe Gedanke auf Grund meiner eigenen, sowie einer neuen Beobachtung gestreift worden wäre. In der neuesten Nummer des „Biologischen Centralblattes“ gibt Blochmann¹⁾ über seine schon früher veröffentlichten, neuerdings aber noch weiter fortgesetzten Untersuchungen über die Bildung von Richtungskörpern bei den Insekteneiern Bericht. Bekanntlich hatte dieser feine und sorgfältige Beobachter schon früher den Nachweis geführt, dass auch bei den Insekten Richtungskörper gebildet werden, während man bis dahin dieselben vermisst hatte. Durch Blochmann sind sie bis jetzt bei Vertretern dreier verschiedener Insektenordnungen nachgewiesen, so dass man in der That „sicher hoffen kann, auch bei den anderen Insekten Entsprechendes aufzufinden“. Dieser Nachweis ist wichtig und mir persönlich begreiflicher. Weise sehr erwünscht, da ich von lange her dem Vorgang der Richtungszellen-Bildung eine hohe physiologische Bedeutung zugeschrieben habe, und es mit einer solchen unvereinbar wäre, wenn der Vorgang in ganzen Klassen von Thieren nicht vorkäme. Grade eben, um diese Lücke in unserm Wissen auszufüllen und meine theoretischen Vorstellungen von dieser Seite her sicher zu stellen, hatte ich einem meiner Schüler, Herrn Dr. Stuhlmann²⁾, das Thema der Reifung des Insekteneies vorgeschlagen, und es ist ein sonderbares Spiel des Zufalls, dass es grade ihm — wie freilich auch seinen zahlreichen Vorgängern — trotz vieler darauf verwendeter Mühe

¹⁾ Blochmann, „Ueber die Richtungskörper bei den Insekteneiern“. Biolog. Centralblatt, 15. April 1887.

²⁾ F. Stuhlmann, „Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insekten, Spinnen, Myriapoden und Peripatus“. Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. Br., Bd. I, p. 101.

durchaus nicht glücken wollte, den erwarteten Befund auch wirklich zu beobachten. Ungunst der zur Untersuchung gewählten Arten mag an diesem Misserfolg wohl wesentlichen Antheil haben, jedenfalls ist jetzt an dem allgemeinen Vorkommen der Richtungs-Kerntheilung, wenn ich so sagen darf, bei den Insekten um so weniger zu zweifeln, als Blochmann in seinem neuesten Beitrag zur Kenntniss dieser Verhältnisse den Nachweis bringt, dass auch bei den Blattläusen Richtungskörper gebildet werden. Er untersuchte die Wintereier von *Aphis aceris* und stellte fest, dass dieselben zwei Richtungskörper successive von sich abschnüren. Auch bei den viviparen Aphiden konnte er einen Richtungskörper auf dünnen Schnitten nachweisen, wenn er auch dessen „Entstehung noch nicht in allen Phasen verfolgen konnte“. Derselbe bleibt, wie es scheint, hier ausnahmsweise lang erhalten und lässt sich noch nachweisen, wenn das Blastoderm schon gebildet ist, ja manchmal auch dann, „wenn die Entwicklung weiter fortgeschritten ist“. Geübte Beobachter der neuesten Zeit, wie Will und Witlaczil, hatten bisher an den parthenogenetischen Eiern der Blattläuse keine Richtungskörper auffinden können, und der jetzt von Blochmann erbrachte Beweis ihrer Existenz scheint mir schon deshalb von grossem Werth, weil man grade hier bei den in vieler Beziehung so ungewöhnlich reducirten Eiern der Aphiden, bei denen z. B. der primäre Dotter und die Eischale gänzlich fehlen, am ersten auch einen Wegfall der Bildung von Richtungskörperchen hätte erwarten können, falls dieselben keine oder nur eine untergeordnete Bedeutung besässen.

Ihre Anwesenheit bei Aphiden bestätigt von Neuem ihre hohe physiologische Bedeutung. Für die hier behandelte Hauptfrage aber haben diese Beobachtungen dadurch besonderes Interesse, dass bei den „parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von *Aphis* nur ein Richtungskörper“ gefunden wurde, während „bei den befruchteten normaler Weise zwei entstehen“. Mit Recht findet der Verfasser „dieses Ergebniss

auffallend übereinstimmend mit den „von mir gewonnenen“ Resultaten bei den Sommereiern verschiedener Daphniden“ und knüpft daran die Bemerkung, „es wäre von grossem Interesse, zu wissen, ob dabei ein allgemeines Gesetz vorliegt“. Darauf kann ich nun antworten: Dieses Gesetz liegt in der That vor. Nicht nur bei den parthenogenetischen Eiern der Daphniden, sondern, wie ich jetzt hinzufügen kann, auch der Ostracoden und Rotatorien¹⁾ wird nur ein primärer Richtungskörper gebildet, bei allen zur Befruchtung bestimmten Eiern aber deren zwei.

Ehe ich weitergehe zu den Schlüssen, welche aus dieser Thatsache zu ziehen sind, möchte ich gleich eine Schwierigkeit beseitigen, die denselben scheinbar diejenigen Eier bereiten, welche facultativ befruchtungsbedürftig sind oder auch fähig zu parthenogenetischer Entwicklung. Bekanntlich ist dies bei den Bieneneiern der Fall. Man könnte einwerfen, dass ein und dasselbe Ei nur für die eine der beiden Entwicklungsarten bereit sein könne; entweder liege die Fähigkeit in ihm, zwei successive Kerntheilungen bei seiner Reifung einzugehen, und dann werde es dadurch befruchtungsbedürftig, oder es liege in ihm, nur eine solche Theilung einzugehen und also nur ein Richtungskörperchen zu bilden, und dann sei es zu

¹⁾ Bei den Sommereiern von Rotatorien haben Ischikawa und ich ein Richtungskörperchen beobachtet und konnten unzweifelhaft feststellen, dass ein zweites nicht gebildet wird. Die Richtungsspindel war schon von Tessin beobachtet worden, und Billet hatte Polkörperchen bei *Philodina* beobachtet, ohne indessen auf die Zahl derselben Werth zu legen. Alle diese Beobachtungen waren freilich keine sicheren Beweise für die Bildung von Richtungskörpern bei parthenogenetischen Eiern, so lange es nicht feststand, dass die Sommereier der Rotatorien sich parthenogenetisch oder nur parthenogenetisch entwickeln. Jetzt, nachdem wir einmal wissen, dass parthenogenetische Eier nur einen Richtungskörper ausstossen, dürfte man freilich auch den Rückschluss machen und schliessen, da das Sommerei von Rotatorien (*Lacinularia*) nur einen Richtungskörper ausstiess, muss es ein parthenogenetisches Ei gewesen sein. Es ist uns indessen gelungen, auch die Parthenogenese der Rädertiere direkt nachzuweisen, wie andern Orts gezeigt werden soll.

parthenogenetischer Entwicklung fähig. Es ist nun aber bei der Biene nicht zweifelhaft — wie ich in jener Abhandlung über das Wesen der Parthenogenese hervorhob —, dass dieselben Eier sich parthenogenetisch entwickeln, welche unter anderen Umständen befruchtet worden wären. Die Versuche von Bessels¹⁾, der junge Königinnen flügelahm machte und dadurch von der Begattung ausschloss, haben gezeigt, dass alle Eier, welche ein solches Weibchen legte, nur Drohnen lieferten, d. h. Männchen, welche bekanntlich aus parthenogenetischer Entwicklung hervorgehen. Andererseits aber haben die Bienenzüchter längst festgestellt, dass junge Königinnen, welche normaler Weise begattet wurden, lange Zeit hindurch nur Eier legen, aus denen Weibchen kommen, d. h. welche befruchtet waren. Dieselben Eier also (die untersten in den Eiröhren des Ovariums), welche bei den flügelahmen Weibchen sich parthenogenetisch entwickelten, werden bei normal begatteten Weibchen befruchtet, und es erhebt sich die Frage, auf welche Weise die Eier im Stande sind, sich den Umständen anzupassen, zwei Richtungskörper auszustossen wenn sie befruchtet werden sollen, nur einen, wenn die Befruchtung ausbleibt.

Die Frage ist indessen vielleicht nicht so schwer zu lösen, als es scheint. Wenn man annehmen dürfte, dass in solchen facultativ befruchtungsbedürftigen Eiern das zweite Polkörperchen erst dann ausgestossen wird, wenn ein Spermatozoon ins Ei eingedrungen ist, so würde die Erklärung gegeben sein, warum es sich beim Ausbleiben der Befruchtung parthenogenetisch entwickeln kann. Nun wissen wir ja allerdings durch Oscar Hertwig und Fol, dass bei den Eiern von *Echinus* die beiden Richtungskörper schon im Ovarium gebildet werden, also völlig unabhängig von der Befruchtung, allein in diesem und in anderen ähnlichen Fällen findet eben

¹⁾ E. Bessels, „Die Landois'sche Theorie, widerlegt durch das Experiment“. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 18, p. 124. 1868.

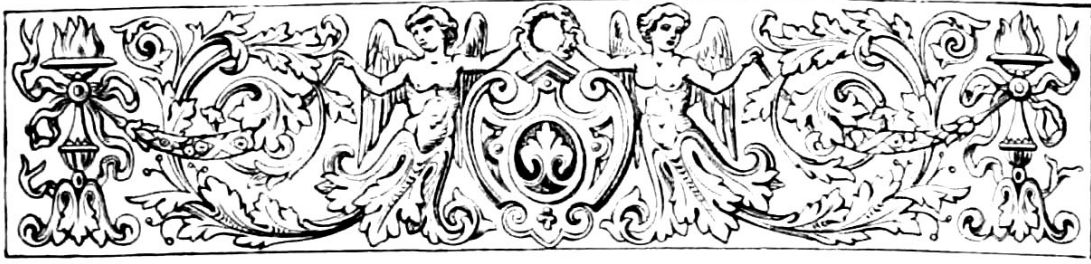
auch niemals parthenogenetische Entwicklung des Eies statt. Es liegen aber andere Beobachtungen vor, welche darauf hinweisen, dass wohl der erste, nicht aber der zweite Richtungskörper vor dem Eindringen des Spermatozoons gebildet wird. An völlig beweisenden Beobachtungen fehlt es zwar begreiflicher Weise, da kein Grund vorlag, so scharf zwischen erstem und zweitem Richtungskörper zu unterscheiden, aber bei zahlreichen Eiern scheint doch der zweite Polkörper stets erst auszutreten, wenn das Spermatozoon eingedrungen ist, und noch der jüngste Beobachter des Froscheies, O. Schultze, sah am unbefruchteten Ei nur das erste Polkörperchen hervortreten, wenn auch allerdings eine zweite Kernspindel sich bildete, das zweite Körperchen aber trat erst nach erfolgter Besamung aus dem Ei hervor. So liegt denn der Gedanke nahe, es möchte bei dem grössten Theil der thierischen Eier auch die Bildung des zweiten Richtungskörpers eine reine „Reifungserscheinung“ des Eies und unabhängig von Besamung sein, bei einem Theil derselben, besonders bei den Eiern der Arthropoden, erfolge die Bildung der zweiten Richtungsspindel erst auf den Reiz eines eingedrungenen Spermatozoons. Man würde — falls sich diese Vermuthung bestätigen sollte — begreifen können, warum grade in bestimmten Thierklassen überall da Parthenogenese vorkommt, wo es die äusseren Lebensverhältnisse wünschenswerth erscheinen lassen, und ferner, warum bei so manchen Arten von Insekten sporadische Parthenogenese beobachtet wird, d. h. parthenogenetische Entwicklung einzelner Eier (Schmetterlinge). Kleine individuelle Verschiedenheiten in der Leichtigkeit, mit welcher die zweite Richtungsspindel unabhängig von Besamung gebildet wird, würden hier den Ausschlag geben, ob ein Ei zur Parthenogenese befähigt ist oder nicht. Sobald aber einmal die zweite Richtungsspindel gebildet ist, wird Parthenogenese ausgeschlossen sein¹⁾, denn Richtungsspindel und Furchungs-

¹⁾ Diese Erwartung hat sich nicht bestätigt, indem bei solchen Eiern, welche nicht regelmässig, wohl aber ausnahmsweise sich durch

spindel sind zwei ganz verschiedene Dinge, und trotzdem sie die gleiche Menge und Art des Keimplasmas enthalten, so wird eine Umwandlung der einen in die andere dennoch kaum stattfinden können. Der folgende Abschnitt wird dies zeigen.

Parthenogenese entwickeln, zwei Richtungskörper beobachtet worden sind, so bei den Eiern von *Liparis dispar*. Man wird annehmen dürfen, dass in solchen Fällen eine nachträgliche Verdopplung des im Ei zurückgebliebenen Keimplasmas eintritt. W. 1892.





II. DIE BEDEUTUNG DES ZWEITEN RICHTUNGSKÖRPERS.

Ueber die physiologische Bedeutung des ersten Richtungskörpers, oder besser der ersten Theilung des Keimbläschens wurde oben schon gesprochen und dieselbe als die Entfernung der mit der Reifung des Eies überflüssig und hinderlich gewordenen „ovogenen“ Kernsubstanz bezeichnet¹⁾. In der That wüsste ich nicht, welch' anderen Sitz man diesem Vorgang unterlegen wollte, nachdem wir nun wissen, dass diese erste Theilung des Kerns sowohl den befruchtungsbedürftigen, als den parthenogenetischen Eiern zukommt. Es muss dadurch ein Theil des Kerns aus dem Ei entfernt werden, der beiden Eiarten bis zur Vollendung ihres Wachstums nothwendig war und der dann überflüssig und zugleich hinderlich wird. Sehr interessant scheinen mir in dieser Beziehung die Beobachtungen von Blochmann²⁾ an den Eiern von *Musca vomitoria*. Hier finden zwar die beiden successiven Theilungen des zur Kernspindel umgewandelten Keimbläschens statt, aber es werden nicht eigentliche Richtungskörper gebildet, sondern die beiden ihnen entsprechenden Kerne, von denen der eine

¹⁾ Vergleiche Aufsatz XII.

²⁾ a. a. O. p. 110.

sich nochmals theilt, lagern sich nur auf die Oberfläche des Eies, allerdings „umgeben von einem Hofe dotterfreien Plasmas“, um später zu zerfallen. Es kommt also offenbar wesentlich darauf an, den Einfluss des Kernplasmas, welches in den Richtungskernen vom Eikern abgetrennt wird, auf die Eizelle zu eliminiren, mag dies nun durch eine förmliche Zelltheilung geschehen, wie es die Regel ist bei der grossen Mehrzahl thierischer Eier, oder nur durch die Theilung und Beiseiteschaffung des Kernes allein. Gewiss liegt im Vorkommen des letzteren Modus „noch ein weiterer Beweis für die Wichtigkeit des Vorgangs in physiologischer Beziehung“ und dies, zusammengenommen mit der Allgemeinheit des Vorkommens bei allen Eiern, parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen, zwingt dazu, ihm eine bestimmte Bedeutung beizulegen. Keine der verschiedenen Erklärungsversuche von der Bedeutung der Richtungskörper im Allgemeinen passt aber auf diesen ersten, ausser der von mir versuchten.

Anders steht es mit der Bedeutung der zweiten Kerntheilung oder des zweiten Richtungskörpers. Hier wäre die Möglichkeit gegeben, zur Ansicht Minot's, Balfour's und E. van Beneden's zurückzukehren, und in der Entfernung dieses Kerntheils die Entfernung des männlichen Theils der vorher zwitterigen Eizelle zu sehen. Der zweite Richtungskörper wird ja nur dann ausgestossen, wenn das Ei befruchtet werden soll, und es könnte ja auf den ersten Blick ganz plausibel erscheinen, dass diese Herrichtung des Eies zur Befruchtung auf der Weiblichmachung desselben beruhe. Ich glaube indessen nicht, dass dem so ist, und bin der Meinung, dass dieser Vorgang einen ganz andern und viel tieferen Sinn hat.

Wie soll man sich denn überhaupt dieses vorherige Zwitterthum der Eizelle und das nachherige Weiblichwerden vorstellen? Was ist denn die Essenz, das Wesen der Weiblichkeit oder der Männlichkeit? Wir kennen weibliche und männliche Individuen bei den thierischen und pflanzlichen

Arten. Die Unterschiede derselben beruhen theils darauf, dass sie verschieden geartete Fortpflanzungszellen hervorbringen, theils sind sie secundärer Natur und stellen Anpassungen des Organismus an die Functionen der Fortpflanzung dar, sind bestimmt, das andere Geschlecht anzulocken, oder das Zusammentreffen der beiderlei Fortpflanzungszellen zu sichern, oder schliesslich auch die Entwicklung des befruchteten Eies zu ermöglichen, unter Umständen dieselbe bis zum Heranwachsen des Kindes zu leiten. Aber alle diese Unterschiede — mögen sie noch so gross sein — berühren doch nicht die Wesenheit des Organismus in ihren letzten Grundlagen. Die Blutzellen des Weibes und des Mannes sind dieselben, die Nerven- und Muskelzellen ebenso, und selbst die Sexualzellen, so verschieden sie sind an Grösse, Aussehen und meist auch an Beweglichkeit, müssen doch dieselbe fundamentale Substanz enthalten, dasselbe Idioplasma, welches es mit sich bringt, dass von der weiblichen Keimzelle ebenso gut die männlichen, als die weiblichen Eigenschaften der mütterlichen Vorfahrenlinie vererbt werden, und von der männlichen ebenso gut die weiblichen, als die männlichen Eigenschaften der väterlichen Vorfahrenlinie. Die Kernsubstanz ist es also nicht, die geschlechtlich differenzirt ist.

Ich habe früher schon darauf hingewiesen, dass in der eben erwähnten Vererbungsthatsache eine Widerlegung der Minot'schen Theorie liegt, da ja von der Eizelle auch männliche Eigenschaften vererbt werden, und Strasburger¹⁾ hat denselben Einwurf geltend gemacht. Ich halte ihn für endgültig entscheidend, denn er entzieht der Theorie jede mögliche Ausflucht. Eine solche stand offen, so lange man noch nicht wusste, dass der wesentliche Theil des Richtungskörperchens Kernsubstanz ist, und dass diese die Bedeutung

¹⁾ Strasburger, „Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage einer Theorie der Zeugung“. Jena 1884.

von Idioplasma, von Vererbungssubstanz besitzt. Man hätte ja vielleicht sagen können, die Männlichkeit, welche aus dem Ei entfernt werde, bestehe nur in einem Zustand, etwa vergleichbar der Ladung mit positiver oder negativer Elektrizität, und dieser Zustand sei an die Substanz des Richtungskörpers gebunden, dessen Entfernung eben nur als Träger dieses unbekannten Etwas Bedeutung habe. Ich möchte übrigens eine so unklare Vorstellung keinem der Forscher in die Schuhe schieben, die sich der Minot'schen Theorie angeschlossen haben. Sollte aber auch Jemand bereit sein, dieselbe anzunehmen, er würde damit Nichts mehr ausrichten, er würde dadurch nicht in den Stand gesetzt, die Theorie noch über Wasser zu halten, denn wir wissen jetzt, dass Kernsubstanz mit dem Richtungskörper entfernt wird, und dies verlangt eine Erklärung, die von dieser Theorie aus nicht mehr gegeben werden kann, sobald die ausgestossene Kernsubstanz nicht bloß indifferenter Träger des unbekannten „Princips“ der Männlichkeit ist, sondern Vererbungssubstanz. Ich glaube deshalb, dass die Minot-Balfour-van Beneden'sche Hypothese, ein so geistreicher und zur Zeit ihrer Aufstellung auch berechtigter Versuch sie gewesen, doch endgültig aufgegeben werden muss.

Meine Ansicht über die Bedeutung des zweiten Richtungskörpers ist kurz gesagt die, dass dadurch eine Reduktion des Keimplasmas erzielt wird, nicht bloß an Masse, sondern vor Allem an Complication der Zusammensetzung. Es wird durch diese zweite Kerntheilung die übermässige Anhäufung verschiedenartiger Vererbungs-Tendenzen oder Keimplasma-Arten verhindert, welche sonst nothwendig durch die Befruchtung eintreten müsste. Mit dem Richtungskern werden ebenso viele verschiedene Idioplasma-Arten aus dem Ei entfernt, als nachher durch den Spermakern wieder in dasselbe eingeführt werden, und es dient also diese zweite Theilung des Eikerns dazu, die Zahl der verschiedenen Idioplasma-Arten, welche das Keimplasma

zusammensetzen im Laufe der Generationen immer auf derselben Höhe zu halten.

Um dies verständlich zu machen, bedarf es noch einer kurzen Auseinandersetzung.

Aus der ganzen glänzenden Reihe von Untersuchungen über den Befruchtungs-Vorgang, welche mit Auerbach und Bütschli begann und durch Hertwig, Fol und Stra's-burger bis zu van Beneden hinzieht, viele andere verdiente Namen noch einschliessend, aus diesen allen und aus den theoretischen Erwägungen, wie sie von Pflüger, Nägeli und von mir selbst mit in die Wagschale gelegt wurden, geht jedenfalls das Eine mit Sicherheit hervor, dass es eine Vererbungssubstanz gibt, d. h. einen materiellen Träger der Vererbungstendenzen, und dass dieser in der Kernsubstanz der Keimzelle enthalten ist und zwar in demjenigen Theil derselben, welcher den Kernfaden bildet und welcher zu gewissen Perioden in der Gestalt von Schleifen oder Stäbchen erscheint. Weiter darf behauptet werden, dass die Befruchtung auf einer Aneinanderlagerung einer gleichen Anzahl väterlicher und mütterlicher Kernschleifen besteht, welche auf diese Weise den Furchungskern zusammensetzen. Es kommt hier nicht darauf an, ob die väterlichen und mütterlichen Kernschleifen früher oder später mit einander verschmelzen, oder ob sie getrennt bleiben, wesentlich für die hier anzustellenden Erwägungen ist nur, dass die vom Vater und von der Mutter stammende Vererbungssubstanz an Masse ganz oder nahezu gleich ist. Wenn nun die Keimzellen des Kindes die vereinigten Keimplasmen der Eltern enthalten, und dabei die Masse des Keimplasmas in der einzelnen Keimzelle dieselbe bleiben soll, wie bei den Eltern, so wird also nur halb so viel väterliches Keimplasma in den Keimzellen des Kindes enthalten sein, wie in der Keimzelle des Vaters enthalten war, und nur halb so viel mütterliches, als in der Keimzelle der Mutter enthalten war. Das ist ja die allbekannte Rechnung der Thierzüchter, welche nur statt Keimplasma „Blut“ sagen. Der Sprössling hat zur Hälfte väterliches, zur andern Hälfte

mütterliches „Blut“, der Enkel enthält $\frac{1}{4}$ Blut vom mütterlichen Grossvater, $\frac{1}{4}$ von der mütterlichen Grossmutter u. s. w.

Stellen wir uns nun einmal vor, die geschlechtliche Fortpflanzung sei eben erst in die Thierwelt eingeführt worden und bisher habe nur ungeschlechtliche Fortpflanzung geherrscht, so muss das Keimplasma der ersten Generation einer Art, die beginnt, sich geschlechtlich fortzupflanzen, noch völlig gleichartig sein; es wird bestehen aus Einheiten der Vererbungssubstanz, von denen jede der andern ganz gleich ist und von denen jede die Tendenz in sich trägt, unter gewissen Verhältnissen die gesammten Eigenschaften des Elters auf einen neuen (kindlichen) Organismus zu übertragen. In den Kindern dieser ersten geschlechtlich sich fortplanzenden Generation werden sich die beiden elterlichen Keimplasmen vereinigen, und in jeder Keimzelle, welche diese geschlechtlich erzeugte Generation hervorbringt, werden nun zwei Arten von Keimplasma enthalten sein: väterliches und mütterliches, aber jedes nur in halber Menge, wenn die Gesamtmenge des Keimplasmas das einmal bestimmte Maass einhalten soll; jedes der beiden Ahnenplasmen, wie ich es einfach bezeichnen will, wird also nur durch halb so viel Keimplasma-Einheiten vertreten sein, als in den elterlichen Keimzellen.

In der dritten Generation treten mit der Befruchtung zwei neue Ahnenplasmen zu den zwei schon vorhandenen hinzu, und in den Keimzellen dieser Generation müssen vier verschiedene Ahnenplasmen enthalten sein, von denen aber jede nur ein Viertel der Gesamtmasse ausmacht. In jeder folgenden Generation verdoppelt sich die Zahl der Ahnenplasmen, während ihre Masse halbiert wird. So wird in der vierten Generation jedes der 16 Ahnenplasmen nur $\frac{1}{16}$ der Gesamtmasse ausmachen, in der fünften jedes der 32 Ahnenplasmen nur $\frac{1}{32}$ u. s. f. Das Keimplasma der zehnten Generation würde aus 1024 verschiedenen Ahnenplasmen zusammengesetzt sein, das der n^{ten} aus n^2 . Schon in der zehnten Generation also würde jedes einzelne Ahnenplasma nur noch den 1024^{ten} Theil der Gesamtmasse des in einer einzelnen

Keimzelle enthaltenen Keimplasmas bilden können. Wir wissen Nichts darüber, wie lange dieser Theilungsprocess der Ahnen-Keimplasmen sich fortsetzen kann, aber wenn er sich auch bis zur äussersten möglichen Grenze fortgesetzt hätte, so weit, dass jedes Ahnenplasma nur noch durch eine einzige Keim-

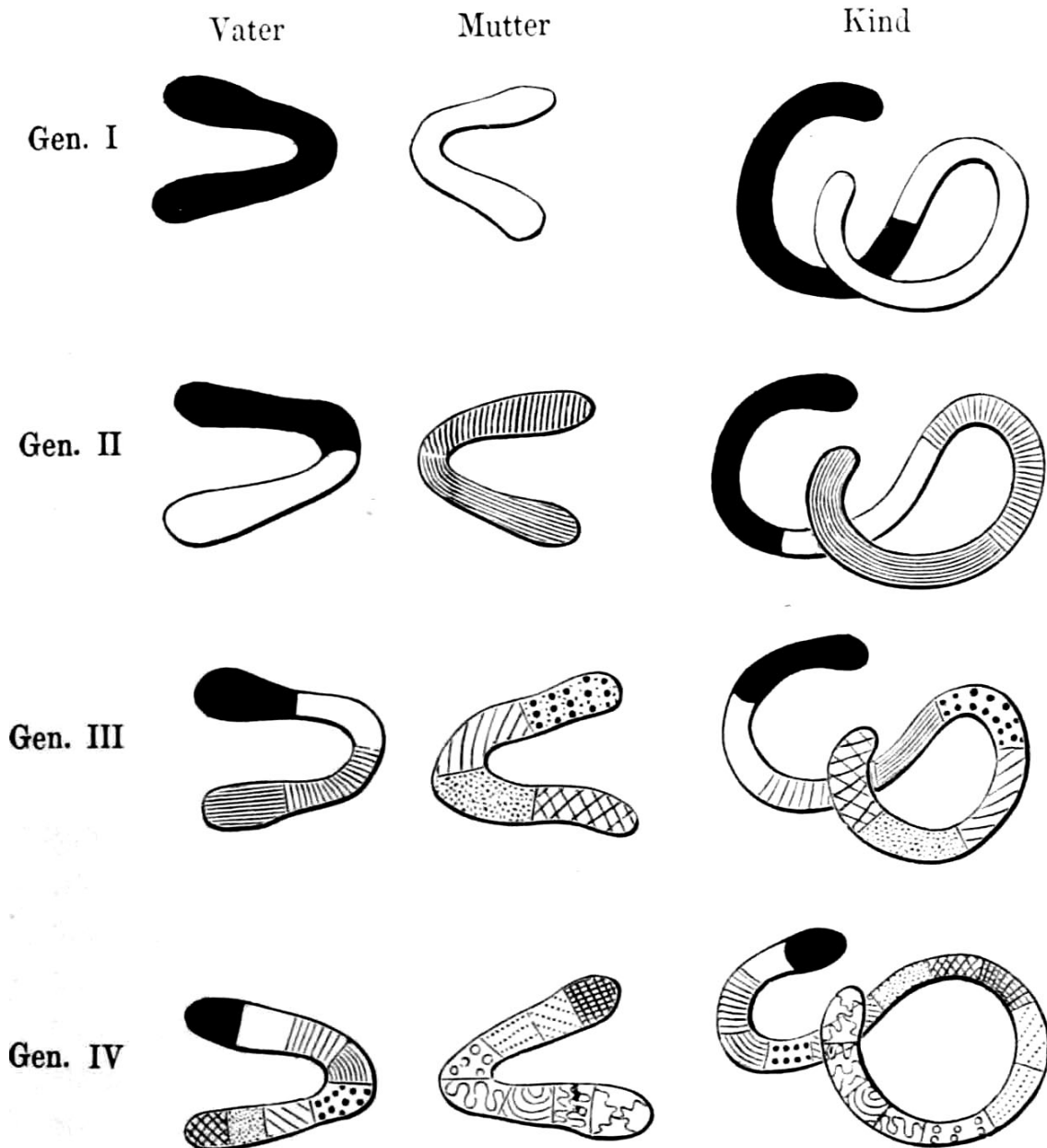


Fig. 1.

plasma - Einheit mehr vertreten war; zuletzt musste doch ein Zeitpunkt kommen, von dem ab eine weitere Halbierung nicht mehr möglich war, weil eben Einheiten ihrem Begriff nach nicht mehr theilbar sind; d. h. nicht mehr theilbar, ohne ihre Natur als Vererbungssubstanz zu verlieren.

Das vorstehende Schema sucht dies anschaulich zu machen. In Generation I ist väterliches und mütterliches Keimplasma noch völlig homogen und enthält noch keine differenten Vererbungsqualitäten; das Keimplasma des Kindes aber enthält zu gleichen Theilen zwei Arten von Keimplasma. In der zweiten Generation vereinigt sich dieses kindliche Keimplasma mit einem von anderen Eltern abstammenden, aber ebenfalls nur aus zwei Ahnenplasmen zusammengesetzten Keimplasma und die daraus hervorgehende dritte Generation beherbergt nun in ihren Keimzellen vier verschiedene Ahnenplasmen u. s. w. Das Schema reicht nur bis zum Kind der vierten Generation, dessen Keimzellen also 16 verschiedene Ahnenplasmen enthalten. Wenn wir uns aber vorstellen, die Keimplasma-Einheiten seien so gross, dass nur 16 in dem Kernfaden Platz hätten, dann würde also die Grenze der Theilbarkeit mit der fünften Generation schon erreicht sein und eine weitere Halbierung der Ahnenplasmen wäre unmöglich.

Mögen nun aber die Einheiten in Wirklichkeit noch so klein sein, so ist doch nicht zu zweifeln, dass die Grenze der Halbierungsmöglichkeit bei allen heute lebenden Arten längst erreicht ist, da von allen angenommen werden muss, dass sie sich nicht erst seit zehn oder hundert Generationen auf geschlechtlichem Wege fortpflanzen. Sie müssen alle schon so viele verschiedene Ahnen-Keimplasmen enthalten, als sie überhaupt zu enthalten fähig sind, und es entsteht also die Frage, wie denn nun heute die geschlechtliche Fortpflanzung vor sich gehen kann, ohne dass die Masse des Keimplasmas, welches zu einer Keimzelle gehört, sich mit jeder neuen Generation verdoppelt?

Darauf gibt es nur eine Antwort, welche lautet: durch eine in jeder Generation sich wiederholende Reduction der Zahl der Ahnenplasmen.

Das muss so sein; fraglich ist nur, wie und zu welcher Zeit diese postulierte Reduction zu Stande kommt.

Da das Keimplasma nach unserer Anschauung im Kern

seinen Sitz hat, so kann die geforderte Reduction also nur durch Kerntheilung sich vollziehen, und es muss, ganz abgesehen davon, was allenfalls davon schon beobachtet sein möchte, behauptet werden, es müsse eine Art der Kerntheilung geben, durch welche die im Mutterkern enthaltenen Ahnenplasmen dergestalt auf die Tochterkerne vertheilt werden, dass jedem Tochterkern nur die halbe Zahl derselben zukomme. Nach Roux's¹⁾ scharfsinniger Darlegung brauchen wir wohl nicht mehr zu zweifeln, dass die so ungemein umständliche und verwickelte karyokinetische Kerntheilung, wie man sie bisher kannte, als ein Mittel angesehen werden muss, „den Kern nicht blos seiner Masse, sondern auch der Masse und Beschaffenheit seiner einzelnen Qualitäten nach zu theilen“. In der unendlichen Mehrzahl der Fälle handelt es sich offenbar darum, eine möglichst gleichmässige Vertheilung der Kernsubstanz in die Tochterkerne zu bewirken, und zwar in dem Sinn, dass jede „differente Qualität“, die im Mutterkern enthalten ist, auf jede der beiden Tochterkerne übergeht. Diese Auslegung der gewöhnlichen Karyokinese ist nicht so unsicher, als sie vielleicht auf den ersten Blick erscheint. Freilich können wir die Ahnenplasmen nicht direkt sehen, oder wissen wenigstens nicht, welche und wie grosse Theile des Kernfadens wir dafür ansprechen müssen; allein wenn die Längsspaltung der Kernschleifen, so lange sie in der Aequatorialebene der Kernspindel liegen, wie sie Flemming zuerst entdeckte, überhaupt einen Sinn haben soll, so kann es nur der einer möglichst gleichen Theilung und Vertheilung der kleinsten verschiedenartigen Elemente des Kernfadens sein. Es ist ja festgestellt, dass die beiden Spalthälften der Schleifen niemals in den gleichen Tochterkern wandern, sondern die eine in diesen, die andere in den anderen. Nicht um eine der Masse nach absolut gleiche Theilung des Kerns kann es sich also dabei handeln, sondern darum, dass gewisse ver-

¹⁾ Wilhelm Roux, „Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren“. Leipzig 1884.

schiedene Qualitäten des Kernfadens alle ohne Ausnahme beiden Tochterkernen zukommen. Diese verschiedenen Qualitäten sind aber eben nichts Anderes, als das, was ich Ahnenplasmen genannt habe, die Keimplasmen der verschiedenen Vorfahren, welche in grosser Zahl, aber ein jedes nur in geringer Menge, im Kernfaden enthalten sein müssen. Die grosse Zahl wird nicht nur durch die Vererbungserscheinungen gefordert, sondern sie geht auch aus der relativ bedeutenden Gesamtlänge des Kernfadens hervor; die geringe Masse des einzelnen folgt daraus. Beide zusammen aber lassen auf eine im Ganzen lineare Anordnung der Ahnenplasmen in den dünnen, fadenförmigen Kernschleifen schliessen, und die Thatsache der Längsspaltung dieser Schleifen scheint mir nahezu ein Beweis für diese Art der Anordnung zu sein, indem eben nur unter dieser Voraussetzung der Vorgang einen Sinn hat.

So steht es mit der Art der Karyokinese, welche noch bis vor Kurzem allein zur Beobachtung gekommen war. Wenn aber die postulierte Reductionstheilung wirklich existirt, dann muss noch eine andere Art der Karyokinese vorkommen, bei welcher die primären Kernschleifen des Aequators nicht gespalten werden, sondern ungetheilt sich in zwei Gruppen scheiden, von denen jede einen der beiden Tochterkerne bildet. Dann hätten wir die verlangte Herabsetzung der Zahl der Ahnenplasmen, indem jeder Tochterkern nur die Hälfte der Gesamtzahl des Mutterkerns erhielte.

Dieser zweite Modus der Karyokinese muss nun nicht bloss existiren, sondern er ist wohl bereits beobachtet und nur noch nicht in diesem Sinn gedeutet worden.

Hierher wird schon E. van Beneden's¹⁾ Beobachtung an dem Ei von *Ascaris megalocephala* zu rechnen sein; ich meine seine Angabe, dass die Theilung des Kerns bei Bildung des Richtungskörpers von dem gewöhnlichen Schema der

¹⁾ E. van Beneden, „Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire“. Gand et Leipzig, Paris 1883.

Karyokinese abweiche, indem die Theilungsebene hier senkrecht auf der gewöhnlichen Theilungsebene stehe. Carnoy¹⁾ hat später diese Angabe ihrem Hauptinhalt nach bestätigt und noch hinzugefügt, dass von den acht Kernschleifen, welche im Aequator der Spindel sich zusammenfinden, vier mit dem ersten Polkörper entfernt werden, und von den vier im Ei zurückbleibenden wiederum die Hälfte, also zwei mit dem zweiten Richtungskörper. Schon in der ersten dieser beiden Theilungen müsste eine Reductionstheilung gesehen werden, falls es sicher wäre, dass jede der acht Kernschleifen aus verschiedenem Ahnenplasma bestände. Dies ist nun aber nicht anzunehmen, wenn es auch direkt nicht zu widerlegen ist, insofern wir die Ahnenplasmen nicht sehen können. Trotzdem aber muss behauptet werden, dass die Entfernung der ersten vier Schleifen eine Verminderung des Kerns in seiner Ahnenplasmen-Zahl nicht bedeuten könne, weil — wie bereits gesagt wurde — eine zweimalige Halbierung der Ahnenplasmen-Zahl nicht denkbar ist²⁾, und weil dieser erste Richtungskörper auch den parthenogenetischen Eiern zukommt, bei denen eine solche Halbierung überhaupt nicht stattfinden kann. Der karyokinetische Vorgang lässt sich aber auch vollkommen gut als Abspaltung des ovogenen Kernplasmas auffassen, denn wir wissen durch die Beobachtungen Flemming's und Carnoy's, dass unter Umständen noch nachträgliche Spaltungen und damit Verdoppelungen der Kernschleifen vorkommen, d. h. solche, die erst an dem Material der Tochterkerne ablaufen. Dies beweist aber, meines Erachtens, dass es Kerne gibt, in welchen dieselben Ahnenplasmen doppelt, d. h. in zwei verschiedenen Schleifen, vorkommen. Solche in Bezug auf

¹⁾ J. B. Carnoy, „La Cytodiérèse de l'œuf, la vésicule germinative et les globules polaires de l'*Ascaris megalocephala*“. Louvain, Gand, Lierre 1886.

²⁾ Wir wissen jetzt, dass dennoch eine zweimalige Halbierung vor sich geht und dass diese dadurch möglich und nothwendig wird, dass vor der ersten Halbierung die Zahl der Keimplasma-Elemente verdoppelt wird. Vergleiche Aufsatz XII. W. 1892.

ihre Zusammensetzung aus Ahnenplasmen „identische Schleifen“ können aber sehr wohl verschiedene ontogenetische Stufen dieser Idioplasmen enthalten, und das wird hier der Fall sein, wenn vier Schleifen der ersten Kernspindel als ovogenes, die vier anderen als Keimplasma aufgefasst werden müssen. Die Theilung der ersten Richtungsspindel wird somit nicht als Reductionstheilung angesehen werden dürfen, sondern als eine Aequationstheilung¹⁾ ganz analog derjenigen, welche nach meiner Auffassung den Aufbau des Embryo leiten. Dies würde gradezu bewiesen sein, wenn es gelänge, nachzuweisen, dass die acht Schleifen der Richtungsspindel durch Längsspaltung aus nur vier primären Schleifen entstanden wären, denn die Längsspaltung des Kernfadens ist ja eben grade das Mittel, um die verschiedenen ontogenetischen Stufen des Idioplasmas (der Kernsubstanz) von einander zu trennen, ohne dass dabei zugleich eine Verminderung der Ahnenplasmen in den Tochterkernen eintritt. So habe ich früher schon zu zeigen versucht, dass die ontogenetische Entwicklung des Eies mit einer stufenweisen, von Theilung zu Theilung vorschreitenden Umwandlung des Kernplasmas verbunden sein muss, und dies wird zwar keineswegs immer, aber doch sehr häufig in der Weise geschehen, dass differente Qualitäten des Kernplasmas durch die Kerntheilung von einander getrennt werden. Gleich wird das Kernplasma der Tochterkerne sein, wenn die beiden Tochterzellen entsprechende Theile des Embryos potentia enthalten, wie z. B. die beiden ersten Furchungszellen des Froscheies, welche nach Roux²⁾ der rechten und linken Hälfte des Thieres entsprechen; ungleich aber muss es sein, wenn die Theilungshälften verschiedenartige Theile des Embryos aus sich entwickeln. In beiden Fällen aber verläuft die Karyokinese mit Längsspaltung der Kernfäden, und wir dürfen daraus schliessen — was übrigens

¹⁾ In dem S. 430 dargelegten Sinn.

²⁾ Wilhelm Roux, „Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo“, Nr. 3, Breslauer ärztliche Zeitschrift, 1885, S. 45.

auch durch die Vererbungserscheinungen bestätigt wird — dass alle diese Kerne, mögen sie die gleiche oder eine verschiedene ontogenetische Umwandlung des Kernplasmas eingegangen sein, doch in ihrem Gehalt an Ahnenplasmen gleich sind. Während der ganzen Furchung des Eies und dem gesamten Aufbau des Embryos müssen sämtliche Ahnenplasmen, welche im Keimplasma der befruchteten Eizelle vorhanden gewesen waren, auch in jeder der folgenden Zellen noch enthalten bleiben.

Somit steht nichts der Auffassung im Wege, in den vier Schleifen des ersten Richtungskörpers das ovogene Kernplasma zu sehen, d. h. ein durch sämtliche Ahnenplasmen vertretenes, aber auf einer vorgeschrittenen, specialisirten ontogenetischen Stufe befindliches Idioplasma.

In der Ausstossung des zweiten Richtungskörpers aber wird mit Recht eine Reductionstheilung erblickt werden, durch welche die Hälfte der verschiedenen Ahnen-Keimplasmen in Gestalt von zwei Kernschleifen ausgestossen würde. Denn anzunehmen, dass die vier Schleifen der zweiten Richtungsspindel paarweise identisch wären, dazu liegt kein Grund vor, vielmehr fordern schon die Thatsachen der Vererbung, dass eine möglichst grosse Anzahl von Ahnenplasmen im Keimplasma jeder Keimzelle angehäuft ist, und dass somit die mehrfache Zahl der Schleifen hier nicht bloß eine Vermehrung der Masse bedeutet, sondern eine Vervielfachung der Zahl differenter Ahnenplasmen. Ist dieser Schluss richtig, dann kann kein Zweifel daran sein, dass die zweite Theilung des Eikerns eine Reductionstheilung in dem oben angegebenen Sinne ist.

Es liegen aber noch andere Beobachtungen vor, die, wenn sie völlig richtig sind, ebenfalls als Reductionstheilungen aufzufassen wären. Es sind dies alle jene Fälle, in welchen entweder die Längsspaltung der Kernschleifen ganz unterbleibt, oder aber erst eintritt, nachdem die Schleifen bereits den Aequator der Spindel verlassen haben und den beiden Polen zustreben. Beides ist für die hier behandelte Frage gleichbedeutend, denn in beiden Fällen gelangt nur die halbe

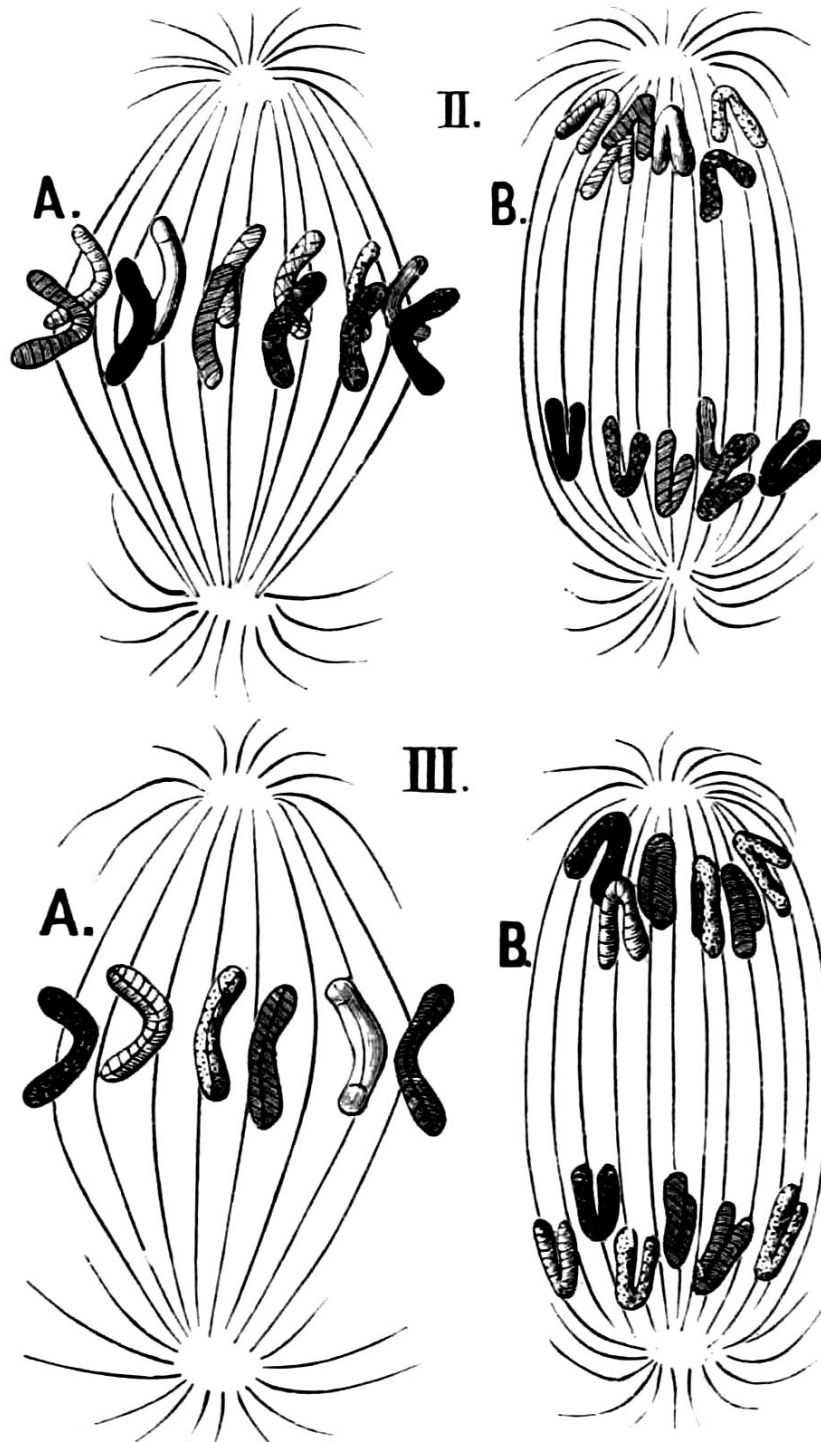
Zahl der primären Kernschleifen nach den beiden Polen. Vorausgesetzt also, dass die primären Schleifen nicht zum Theil identisch waren, müssen dann die beiden Tochterkerne nur die Hälfte der Zahl von Ahnenplasmen enthalten, welche der Mutterkern enthielt. Ob sich die Schleifen dann auf dem Wege nach den Polen oder auch erst am Pol durch Spaltung verdoppeln, das ist für die in ihnen enthaltene Zahl differenter Ahnenplasmen gleichgültig, denn diese wird davon nicht weiter berührt, sie kann weder zu-, noch abnehmen, nur die Masse der verschiedenen Ahnenplasmen kann dadurch vermehrt werden. Ich beziehe mich hier auf Beobachtungen von Carnoy¹⁾, angestellt an Samenbildungszellen verschiedener Arthropoden. Wenn freilich die Vermuthung Flemmings²⁾ sich bestätigte, dass bei allen diesen Beobachtungen übersehen worden sei, dass die Schleifen des Aequators gar keine primären Schleifen sind, sondern secundäre, entstanden durch Längsspaltung des Kernfadens in früheren Stadien der Kinese, dann dürften sie nicht als Reductionstheilungen aufgefasst werden. Darüber können nun nur neue Untersuchungen entscheiden. So viel Vortreffliches auch auf dem Gebiet der Karyokinese schon geleistet worden ist, so fehlt doch noch sehr Vieles bis zu vollständiger Erkenntniss, und bei den grössen Schwierigkeiten, welche besonders die Kleinheit des Objectes der Beobachtung entgegenstellt, ist dies auch wahrlich nicht zu verwundern. Grade die neuesten Mittheilungen Flemming's liefern wieder den Beweis, dass wir noch mitten in der Forschung drin stehen, und dass höchst interessante und wichtige Vorgänge sich der Wahrnehmung bisher noch entzogen hatten. Nur sehr allmählig wird die sichere Basis der Thatfachen gewonnen, und bis jetzt herrscht noch viel Widerstreit der Meinungen. Ich würde desshalb

¹⁾ Carnoy, „La Cytodiérèse chez les Arthropodes“. Louvain, Gand. Lierre 1885.

²⁾ Flemming, „Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle“ in Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIX. 1887.

auch für gänzlich nutzlos halten, wollte ich mich hier darauf einlassen, die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen über Karyokinese etwa alle bis ins Einzelste von meinem Gesichtspunkt aus gegen einander abzuwägen und kritisch zu sichten. Es genügt mir, gezeigt zu haben, wie man sich etwa die geforderte Reductionstheilung denken könne, und zugleich darauf hingewiesen zu haben, dass auch jetzt schon Beobachtungen vorliegen, welche in diesem Sinne aufgefasst werden können. Sollte ich mich aber selbst in dieser Deutung irren, so scheint mir doch die theoretische Forderung einer bei jeder Generation sich wiederholenden Reduction der Ahnenplasmen so sicher begründet, dass die Vorgänge, durch welche dieselbe bewirkt wird, gefunden werden müssen, wenn sie auch in den bis jetzt bekannten Thatsachen noch nicht enthalten sein sollten. Der physiologischen Wirkung nach muss es zwei Arten der Karyokinese geben, erstens eine Form, durch welche sämtliche Ahnenplasmen halbtirt jedem der beiden Tochterkerne zugeführt werden, und zweitens eine Theilungsart, durch welche jeder Tochterkern nur die halbe Zahl der Ahnenplasmen des Mutterkerns erhält; die erstere könnte man Aequationstheilung nennen, die zweite Reductionstheilung. Natürlich müssen diese ihrer Wirkung nach verschiedenen Vorgänge auch morphologische Unterschiede enthalten, aber es ist nicht anzunehmen, dass dieselben stets sichtbar hervortreten. Wie bei der Theilung der ersten und der zweiten Richtungsspindel von *Ascaris megalocephala* im Wesentlichen derselbe morphologische Verlauf der Karyokinese vorliegt, wir aber dennoch ihm eine verschiedene physiologische Bedeutung zuschreiben müssen, so kann es auch in anderen Fällen sein. Die Reductionstheilung wird immer von einer Halbirung der Zahl der Kernschleifen oder von einer Quertheilung derselben (falls eine solche vorkommt) begleitet sein müssen, aber dies allein hat nur dann die Wirkung einer Reductionstheilung, wenn keine identischen Schleifen vorhanden sind. Ob dies aber der Fall ist, das wird nicht immer leicht zu entscheiden sein. Um-

gekehrt freilich muss eine Karyokinese, welche mit Längsspaltung der Schleifen vor dem Auseinanderrücken derselben in die Tochterkerne verbunden ist, soweit ich sehe, immer



Figg. 2 und 3.

als Aequationstheilung aufgefasst werden. Wenn ich also in den obenstehenden Figuren 2 und 3 ein Schema für diese beiden Formen der Karyokinese gebe, so soll damit keines-

wegs gesagt sein, dass dieselben nicht auch in anderer Form denkbar seien.

Die Fig. 2 zeigt in A eine Kernspindel, in deren Aequatorialzone 12 primäre Kernschleifen liegen. Die weisse oder schwarze Färbung derselben soll nur die Uebersicht erleichtern und die Schraffirung soll andeuten, dass jede Schleife wieder andere Ahnenplasmen enthält. In B sieht man dann 6 Schleifen nach dem einen und 6 nach dem andern Pol wandern. Dies die Reductionstheilung. Fig. 3 gibt ein Schema der Aequationstheilung. Sechs Schleifen der Aequatorialzone in A, deren verschiedene Schraffirung und Färbung andeutet, dass sie alle verschiedene Ahnenplasmen enthalten, spalten sich, wie die Längslinie auf ihnen andeutet, der Länge nach und ihre Spalthälften wandern in B nach den Polen, so dass also an jedem Pol nicht nur wieder je 6 Schleifen liegen, sondern auch an jedem derselben alle 6 Combinationen wieder vertreten sind.

Vielleicht wären Manche geneigt, auch in der „direkten“ Kerntheilung eine Reductionstheilung zu sehen, allein ich möchte glauben, dass dies mit Unrecht geschähe. Allerdings wird durch die direkte Theilung der Fadenknäuel in zwei der Masse nach gleiche Hälften getheilt, aber dies geschieht doch nur ganz roh und gewissermaassen auf gut Glück, so dass von einer regelmässigen Vertheilung der Ahnenplasmen auf die beiden Tochterkerne wohl schwerlich die Rede sein kann. Offenbar aber muss die Reductionstheilung eine ganz regelmässige und auch eine gleichmässige Vertheilung der Ahnenplasmen bewirken, nur nicht in dem Sinn, dass jedes Ahnenplasma des Mutterkerns in jedem der beiden Tochterkerne vertreten wäre. Wenn aber von — ich will sagen — acht Kernschleifen der „Aequatorialplatten“ vier in den einen, vier in den andern Tochterkern übergehen, dann enthält zwar jeder Tochterkern andere Ahnenplasmen, aber jeder gleich viele derselben. Und das ist ein Postulat der Theorie, denn die Reductionstheilung muss genau die Hälfte der ursprünglichen Anzahl der Ahnenplasmen beseitigen, und genau

ebenso viele müssen durch den Spermakern später wieder dem Ei ersetzt werden. Das wäre durch direkte Kerntheilung wohl kaum zu erreichen.

Ich komme zu der Frage, ob wir wirklich, wie oben schon im Voraus behauptet wurde, in der Ausstossung des zweiten Richtungskörpers die Reducirung der Ahnenplasmen des Eizellenkerns zu sehen haben. So nahe diese Annahme liegt, da es ja eben an einer Erklärung der Bedeutung dieses Vorganges noch mangelt, so wird es doch nicht nutzlos sein, auch die andern Möglichkeiten ins Auge zu fassen.

Es wäre ja ganz wohl denkbar, dass die jüngsten Eizellen, welche sich noch durch Theilung vermehren, neben gewöhnlichen Kerntheilungen auch eine Reductionstheilung eingingen. Natürlich dürfte dies nur ein einziges Mal geschehen, denn wiederholte es sich, so würde die Anzahl der Ahnen-Idioplasmen im Kern der Keimzellen stärker herabsinken, als sie später bei der Befruchtung erhöht wird, und es würde also im Laufe der Generationen ein dauerndes Sinken der Zahl der Ahnenplasmen eintreten, welches mit ihrer gänzlichen Reduction auf eine einzige Art, nämlich auf das väterliche oder mütterliche Keimplasma enden müsste. Dem widersprechen aber die Vererbungserscheinungen. Obgleich nun dieser frühe Eintritt der Reductionstheilung den Vorthail bieten würde, dass dabei nichts verloren zu gehen brauchte, so glaube ich doch nicht, dass er in Wirklichkeit stattfindet. Gewichtige Gründe lassen sich dagegen anführen.

Vor Allem spricht die Parthenogenese dagegen. Wenn im jugendlichen Ovarium schon die Zahl der von den Aeltern überkommenen Ahnenplasmen auf die Hälfte herabgesetzt würde, wie würde es sich dann mit der parthenogenetischen Entwicklung verhalten, die doch bei so zahlreichen Arten eingetreten ist? Man kann zwar nicht behaupten, dass sie dadurch ausgeschlossen würde, denn sobald — wie oben gezeigt wurde — die Möglichkeit parthenogenetischer Entwicklung von der absoluten Masse des Keimplasmas abhängt, welches im reifen Ei enthalten ist, könnte diese erforderliche

Menge durch Wachsthum hervorgebracht werden, ganz unabhängig davon, aus wie vielen verschiedenen Arten von Ahnen-Idioplasmen dasselbe zusammengesetzt wäre, etwa so wie die Grösse eines Körnerhaufens auch nicht davon abhängt, wie vielerlei verschiedene Körnerarten darin enthalten sind, sondern davon, wie gross die Zahl der Körner überhaupt ist. Aber in anderer Beziehung führt diese Annahme zu Ungeheuerlichkeiten. Zunächst dadurch, dass dann bei fortgesetzter Fortpflanzung durch Parthenogenese die Zahl der Ahnenplasmen in den Keimzellen sich in der oben erwähnten Weise mit jeder neuen Generation um die Hälfte vermindern müsste, also schon nach zehn Generationen nur noch $1/1024$ der ursprünglichen Zahlen betragen würde.

Nun könnte man ja allerdings die Vermuthung aufstellen, dass mit der Einführung der Parthenogenese bei einer Art der die Ahnenplasmen-Zahl reducirende Theilungsmodus der jungen Eizellen abgeschafft worden sei, allein dieser Einwurf ist nicht stichhaltig, weil es Arten gibt mit facultativer Parthenogenese, d. h. mit Eiern, welche sich ebensowohl durch Parthenogenese, als durch Befruchtung entwickeln können (Biene). Grade diese Fälle weisen, wie mir scheint, auf das Bestimmteste darauf hin, dass die Reduction der Zahl der Ahnenplasmen nur in der Zeit unmittelbar vor dem Eintritt der Embryonalentwicklung des Eies fallen könne, mit andern Worten in die Zeit der Eireife. In dieser Zeit erst fällt bei dem Bienenei die Entscheidung darüber, ob es sich parthenogenetisch, oder mittelst Befruchtung zum Embryo entwickeln soll, und dieses geschieht, wie oben bereits gezeigt wurde, dadurch, dass in ersterem Fall nur ein, im letzteren noch ein zweites Richtungskörperchen ausgestossen wird. Wenn aber — wie wir gesehen haben — die Fortpflanzung mittelst Befruchtung nothwendig eine Halbierung der von den Aeltern ererbten Zahl von Ahnen-Idioplasmen postulirt, was liegt dann näher, als in der zweiten Theilung des Eikerns und der Ausstossung des zweiten Richtungskörpers eben diesen Vorgang der Halbierung zu sehen

und anzunehmen, dass diese zweite Theilung des Eikerns eine ungleiche in dem oben dargelegten Sinne ist, nämlich so, dass die eine Hälfte der Ahnenplasmen im Eikern bleibt, um später durch Copulation mit dem Spermakern wieder auf die ursprüngliche Anzahl heranzuwachsen, die andere aber im Richtungskörper ausgestossen wird und zu Grunde geht.

Dazu kommt noch, dass die Beobachtungen — so weit sie sich bis zu diesen feinsten Vorgängen erstrecken — in der That eine Herabminderung der Schleifenzahl auf die Hälfte nachweisen. Es wurde eben erwähnt, dass nach Carnoy dies bei *Ascaris megalocephala* der Fall ist. Derselbe Autor schildert aber den Vorgang der Richtungskörperbildung noch bei einer grösseren Zahl von Nematoden¹⁾, und nach ihm verläuft derselbe so, dass die Zahl der Ahnenplasmen dadurch halbiert werden muss, sei es, dass die halbe Zahl der primären Kernschleifen in den Richtungskern übergeht, die andere im Ei zurückbleibt, sei es, dass wie bei *Ophiostomum mucronatum* die primären Kernstäbchen der Quere nach sich theilen, was dieselbe Wirkung haben muss. Allerdings erwarten diese Angaben noch ihre Bestätigung²⁾, und bei der Schwierigkeit solcher Beobachtungen an ungünstigen Objekten darf auch an mancherlei Irrthümer im Einzelnen gedacht werden, aber es scheint mir doch kein Grund vorzuliegen, sie in ihrem wesentlichen Inhalt anzuzweifeln. Dieser aber liegt für mich in der Thatsache, dass die Zahl der primären Schleifen durch die Richtungskörpertheilung halbiert wird.

Wollte man aber selbst dies nicht als sicher begründet zugeben, so ist doch jedenfalls nicht anzuzweifeln, dass durch die Theilung der zweiten Richtungsspindel die Masse desselben Kernes getheilt wird, der bei parthenogenetischer Entwicklung des Eies

¹⁾ Carnoy, „La Cytodiérèse de l'œuf; la vésicule germinative et les globules polaires chez quelques Nématodes“. Louvain, Gand, Lierre 1886.

²⁾ Dieselben haben sich seither als richtig erwiesen; vergleiche Aufsatz XII. W. 1892.

als Furchungskern funktionirt haben würde. Dies ist die einfache logische Folgerung aus den beiden Thatsachen: erstens, dass parthenogenetische Eier nur einen Richtungskörper austossen, und zweitens, dass es Eier mit facultativer Befruchtung gibt (Biene), bei welchen es also völlig sicher ist, dass dieselbe Kernhälfte, welche beim befruchtungsbedürftigen Ei als zweiter Richtungskörper ausgestossen wird, beim parthenogenetischen zurückbleibt und als Hälfte des Furchungskernes funktionirt. Damit aber ist erwiesen, dass auch die ausgestossene Hälfte des Kerns aus ächtem Keimplasma besteht, und es ist somit eine sichere Grundlage für die Annahme bereitet, dass die Theilung der zweiten Richtungsspindel als eine Reductionstheilung anzusehen ist.

Die Ueberzeugung, dass geschlechtliche Fortpflanzung mit einer in jeder Generation sich wiederholenden Verminderung der Zahl der Ahnenplasmen auf die Hälfte verbunden sein müsse, hat sich mir schon vor geraumer Zeit gebildet. Als ich 1885 mit meiner Theorie von der Continuität des Keimplasmas hervortrat, hatte ich lange vorher schon hin und her erwogen, ob nicht die Theilung der Richtungsspindel und die Ausstossung der Richtungskörper in diesem Sinne gedeutet werden müsse. Allein die zweimalige successive Theilung des Eikerns machte mich irre, sie schien mir eine solche Deutung nicht zuzulassen, da durch sie die Masse des Kerns nicht halbt, sondern geviertheilt wird. Eine Viertheilung der Zahl der Ahnenplasmen hätte aber — wie bereits gezeigt wurde — eine stete Abnahme derselben zur Folge gehabt, die bis zum vollständigen Verschwinden derselben geführt haben müsste, und dies widerstreitet den Thatsachen der Vererbung. Aus diesem Grunde musste ich damals auch der Ansicht Strasburger's entgegentreten, der die Ausstossung der Richtungskörper als eine Halbirung der Masse der Kernsubstanz auffasste¹⁾. Mit Recht musste ich dieser Ansicht

¹⁾ a. a. O. p. 131.

damals entgegenhalten, dass „die Masse des im Keimbläschen enthaltenen Idioplasmas thatsächlich nicht auf die Hälfte, sondern auf ein Viertel reducirt wird, da ja zwei Theilungen hintereinander folgen“. Wohl hatte ich auch schon den Gedanken erwogen, ob nicht am Ende die beiden successiven Theilungen eine ganz verschiedene Bedeutung haben könnten, ob nicht das eine die Entfernung des ovogenen Kernplasmas, das andere die Reduction zwar nicht der Masse blos des Keimplasmas, wohl aber der Zahl der Ahnenplasmen bedeute; allein zu der Annahme einer solchen Verschiedenheit fehlte damals jeder thatsächliche Anhalt, und ich scheute mich, einen solchen Gedanken auch nur als Vermuthung zu äussern, dem ich damals noch keine sichere Grundlage mitgeben konnte. Der morphologische Vorgang ist bei der Bildung des ersten und zweiten Richtungskörpers so ausserordentlich ähnlich, dass man eine derartige Vermuthung als ein leeres Spiel mit phantastischen Einfällen hätte ansehen können¹⁾.

Aehnlich ist es später Hensen²⁾ gegangen, insofern derselbe den richtigen Gedanken, dass eine Verminderung der „Erbstücke im Ei“ nothwendig sei und dass diese mit der Ausstossung der Richtungskörper vor sich gehe, in seinem letzten Theil wieder verwarf, weil er ihn mit der damals grade durch mich bekannt gewordenen Thatsache unvereinbar glaubte, dass auch bei parthenogenetischen Eiern Richtungskörper anftreten. Er schloss seine Betrachtung mit den Worten: „Die Richtigkeit dieses auffallenden Befundes voraus-

¹⁾ Wie oben schon in einer Anmerkung gesagt wurde, wissen wir jetzt, dass die zweimalige Halbirung des Kernmaterials ihren Grund darin hat, dass dasselbe vorher verdoppelt wird. Das konnte wohl schwerlich Jemand im Voraus vermuthen; nachdem aber die Beobachtung gezeigt hatte, dass es so ist, trat uns die weitere Frage entgegen, welches der Sinn dieser auffälligen Einrichtung sei. Darüber vergleiche: Aufsatz XII. W. 1892.

²⁾ Hensen, „Die Grundlagen der Vererbung nach dem gegenwärtigen Wissenskreis“. Zeitschr. f. wissenschaftl. Landwirthschaft, Berlin 1885, p. 731.

gesetzt, ist die Halbirungshypothese über den Haufen geworfen und es bleibt zunächst nur die ziemlich unbestimmte Erklärung, dass ein Reinigungsprocess der Entwicklung des Eies vorhergehen müsse.“ Immerhin aber ist Hensen der Einzige, der bisher dem Gedanken, dass die geschlechtliche Fortpflanzung eine regelmässig eintretende „Verminderung der Erbstücke im Ei“ bedinge, Ausdruck gegeben hat.





III. DIE VERHÄLTNISSE BEI DEN MÄNNLICHEN KEIMZELLEN.

Wenn das Ergebniss der bisherigen Gedankenreihen richtig ist, wenn in der That das Keimplasma der zur Befruchtung bestimmten Eizelle eine Halbierung der Zahl der in ihm enthaltenen Ahnenplasmen erleiden muss, dann kann es keinem Zweifel unterliegen, dass dieselbe Verminderung der Ahnenplasmen auch im Keimplasma der männlichen Keimzellen zu irgend einer Zeit und in irgend einer Weise stattfinden wird. Dies muss so sein, wenn es überhaupt richtig ist, dass in den jungen Keimzellen eines neuen Individuums dieselbe Kernsubstanz, dasselbe Keimplasma enthalten ist, welches in der befruchteten Eizelle enthalten war, aus der sich das betreffende Individuum entwickelt hat. Letzteres wird nun vor Allem dann so sein müssen, wenn die früher begründete Theorie von der Continuität des Keimplasmas auf Wahrheit beruht; denn diese Theorie nimmt ja eben an, dass bei der Entwicklung des befruchteten Eies nicht alles Keimplasma die verschiedenen Stufen ontogenetischer Umwandlung durchmacht, dass vielmehr ein Minimum desselben unverändert bleibt, um später unter Vermehrung seiner Masse die Keimzellen des jungen Organismus zu bilden. Nach dieser Voraussetzung also muss in der That das Keimplasma der Aeltern

sich unverändert und vollständig in den Keimzellen des Kindes wiederfinden. Wäre diese Theorie falsch, würde das Keimplasma der Keimzellen neu vom Organismus gebildet, etwa aus den „Keimchen“ Darwin's, welche von allen Seiten den Keimzellen zuströmten, dann liesse sich nicht verstehen, warum nicht längst die Einrichtung getroffen worden wäre, dass sich in jeder Keimzelle nur die Hälfte der im Körper des Aelters vorhandenen Ahnen-Keimplasmen ansammelte. Insofern ist die Ausstossung des zweiten Richtungskörpers — meine Deutung derselben als richtig angenommen — ein indirekter Beweis für die Richtigkeit der Theorie von der Continuität des Keimplasmas, wenigstens gegenüber der von so Manchen noch immer festgehaltenen Pangenesis. Wenn freilich eine Art von Kreislauf des Idioplasmas im Sinne Strasburger's bestände, so dass also aus den ontogenetischen Endstadien desselben wieder die Anfangsstufe, das Keimplasma, durch Umwandlung hervorgehen könnte, dann wäre ebenfalls nicht abzusehen, wie irgend welche Ahnenplasmen auf diesem Wege verloren gegangen sein sollten.

Mag nun diese Ansicht, oder die von der Continuität des Keimplasmas die richtige sein, in beiden Fällen müssen auch die männlichen Keimzellen, welche sich im jungen Thier bilden, dasselbe Keimplasma enthalten, welches im befruchteten mütterlichen Ei enthalten war, d. h. also alle Ahnenkeimplasmen des Vaters und der Mutter. Es muss also auch hier eine Reduction derselben stattfinden, denn fände sie nicht statt, so müsste bei jeder Befruchtung sich die Zahl der Ahnenplasmen um die Hälfte vermehren; die Eizelle würde $\frac{1}{2}$ liefern, die Samenzelle aber $\frac{2}{2}$ der Gesamtzahl des älterlichen Keimplasmas. Es liegt aber kein Grund zu der Annahme vor, dass dieser Reductionsprocess grade genau auf dieselbe Weise vor sich gehen müsste, wie bei der Eizelle, d. h. durch Ausstossung eines Richtungskörpers; im Gegentheil sind die Verhältnisse der Spermatogenese so wesentlich andere, als bei der Ovogenese, dass man erwarten

darf, denselben Vorgang hier in anderen Formen ablaufen zu finden.

Die Eizelle entledigt sich der überschüssigen Ahnenplasmen erst am Ende ihrer ovarialen Entwicklungsbahn, und zwar in einer Form, die den abgetrennten Theil des Keimplasmas der Vernichtung preisgibt. Das ist gewiss auffallend, da Keimplasma doch eine kostbare Substanz ist, und alle Verschwendung, die die Natur so vielfach damit zu treiben scheint, durch Hervorbringung enormer Massen von Samen- oder Eizellen eben nur scheinbar ist, in Wahrheit aber eines der Mittel darstellt, welche die Art existenzfähig machen. Vielleicht lässt sich aber auch hier dieser Luxus als ein scheinbarer nachweisen, indem gezeigt wird, dass grade die hier eingehaltene Art der Reduction vortheilhaft und damit also auch — *ceteris paribus* — nothwendig war. Denn wir sehen ja überall, soweit unsere Einsicht reicht, dass das Nützliche auch das Wirkliche ist, es sei denn, dass es überhaupt nicht erreichbar war, oder aber nur unter Herbeiziehung anderweitiger, den Nutzen wieder aufhebender Schädlichkeiten. Wenn nun gefragt wird, warum die Natur hier eine solche Verschwendung mit Keimplasma treibt, so liegt vielleicht in Folgendem eine befriedigende Antwort darauf.

Gesetzt, die nothwendige Reducirung des Keimplasmas geschehe nicht durch die Abtrennung des zweiten Richtungskörpers, sondern sie erfolge schon bei der Theilung der ersten Ureizelle, die sich im Embryo bildet, und die aus dieser Theilung hervorgehenden beiden ersten Eizellen enthielten also bereits nur noch die Hälfte der Ahnenplasmen-Zahl von Mutter und Vater. In diesem Falle wäre der Hauptzweck, die Reduction der Ahnenplasmen durch diese eine Theilung erreicht, und die bei der Vermehrung dieser zwei ersten Keimzellen noch folgenden Kerntheilungen könnten alle als Aequationstheilungen, das heisst, nach dem gewöhnlichen Schema der Kerntheilung vor sich gehen. Aber vielleicht ist es der Natur nicht bloß um diesen Hauptzweck zu thun, sondern sie erreicht dabei noch gewisse Nebenerfolge. In

dem eben angenommenen Falle könnten die Eizellen des reifen Ovariums nur zwei verschiedene Combinationen von Keimplasma enthalten, die Combination a und die Combination b; wenn auch Hunderttausende und Millionen von Eizellen gebildet würden, sie müssten alle entweder a oder b enthalten, und es würden also aus diesen Eiern — soweit wenigstens die weibliche Keimzelle in Betracht kommt — nur zweierlei Individuen hervorgehen können, nämlich Kinder a' und Kinder b' und alle a'-Kinder müssten unter sich so ähnlich sein, wie ähnliche Zwillinge, ebenso alle b'-Kinder.

Wenn nun aber nicht die erste Keimzelle des Embryo schon die Reductions-Theilung eingeht, sondern erst die hundertste, so werden hundert Zellen zugleich die Theilung vollziehen und es werden somit 200 verschiedene Combinationen von Ahnenplasmen entstehen und 200 verschiedene Sorten von Keimzellen im reifen Ovarium zu finden sein. Eine noch grössere Zahl von verschiedenartigen Combinationen der Vererbungstendenzen wird entstehen, wenn die Reductions-Theilung noch später eintritt, unzweifelhaft aber muss die Verschiedenartigkeit in der Zusammensetzung des Keimplasmas am grössten ausfallen, wenn die Reductionstheilung gar nicht mehr in die Vermehrungsperiode der Keimzellen hineinfällt, sondern erst am Ende der gesammten ovarialen Eientwicklung stattfindet, nämlich gesondert bei jedem ausgewachsenen und zur Embryonalentwicklung reifen Ei. In diesem Falle wird es so viele verschiedene Combinationen von Ahnenplasmen geben, als es Eier gibt, denn — wie schon oben gezeigt wurde — ist es kaum denkbar, dass ein so complicirter Körper, als es die aus zahlreichen differenten Einheiten zusammengesetzte Kernsubstanz der Eizelle sein muss, sich jemals wieder ganz genau in der gleichen Weise theilen sollte. Es wird also hier jedes Ei eine etwas andere Combination von Vererbungstendenzen enthalten, und die Kinder, welche aus verschiedenen Keimzellen einer Mutter hervorgehen, werden somit niemals identisch sein können.

Mit anderen Worten: es wird durch diese Art der Reductionstheilung eine möglichst grosse Variabilität der Descendenten gesichert.

Nach meiner Deutung des zweiten Richtungskörpers würde nun die letztere Annahme wirklich vorliegen und es würde somit die Erklärung sich darbieten, dass die Reduction des Keimplasmas desshalb ans Ende der ovariellen Eientwicklung gelegt wurde, weil dadurch die grösstmögliche Fülle individueller Variationen der Nachkommen bewirkt wurde.

Dies dürfte wohl, wenn ich nicht irre, eine neue Stütze für den schon früher¹⁾ von mir geäusserten und begründeten Gedanken abgeben, dass die geschlechtliche Fortpflanzung in erster Linie der Erhaltung und steten Neugestaltung der individuellen Variabilität zu dienen habe, diesem Grundpfeiler der Umgestaltung der Arten.

Wenn aber gefragt wird, ob denn nicht die Reductionstheilung zwar auch ans Ende der ovariellen Eientwicklung gelegt werden konnte, aber so, dass die andere Hälfte des sich theilenden Kerns auch erhalten blieb und nicht geopfert werden musste, so bin ich geneigt, die Theilung des reifen Eies in zwei Eier verbunden mit der Reduction als die phyletische Vorstufe des heutigen Zustandes anzusehen. Ich denke mir, dass die Theilung der reifen Eizelle, welche heute eine so überaus ungleiche ist, in weit entlegener Vorzeit eine gleiche war, dass sie aber aus Nützlichkeitsrücksichten und Hand in Hand mit der höheren Ausbildung der thierischen Eier nach und nach immer ungleicher geworden ist. Im Speciellen anzugeben, welche Nützlichkeitsrücksichten hier entscheidend gewesen sind, ist zur Stunde noch kaum thunlich, dass aber vor Allem die colossale Grösse, welche viele thierische Eizellen erreichen, dabei in Betracht kommt, lässt sich wohl vermuthen.

Grade dieser Punkt scheint mir gegenüber den männ-

¹⁾ Weismann, Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selectionstheorie“. Jena 1886.

lichen Keimzellen beachtenswerth. Wie die weiblichen Keimzellen der Thiere sich durch Grösse auszeichnen, so die männlichen im Allgemeinen durch Kleinheit. Dass eine grosse, dotterreiche Eizelle erst aufs Doppelte ihrer definitiven Grösse heranwachsen sollte, um dann eine gleiche Theilung einzugehen, wird in den meisten Fällen physiologisch unmöglich sein. Werden doch ohnehin schon alle denkbaren Mittel, wie Nährzellen, Zufuhr durch Follikelzellen u. s. w. angewandt, um die Eizelle auf das erreichbare Maximum von Grösse hinaufzubringen. Vor dem Ausgewachsensein des Eies kann aber die Reductionstheilung des Kerns desshalb nicht stattfinden, weil das ovogene Kernplasma noch die Eizelle beherrscht und dieses erst entfernt sein muss, ehe das Keimplasma die Herrschaft übernehmen kann. So wenigstens würde ich mir die Sache zurecht legen.

Ganz anders nun steht es bei den meist winzigen Spermazellen. Hier wäre eine Reductionstheilung des Kerns gegen Ende der Spermazellenbildung ganz wohl mit einer gleichen Theilung der Zellen denkbar, d. h. also derart, dass beide Theilsprösslinge Samenzellen blieben, keines dem Richtungskörper entsprechend zu Grunde ginge¹⁾. Aber auch die andere Möglichkeit dürfte ins Auge gefasst werden, dass hier die Reductionstheilung in eine frühere Periode der Samenzellenbildung fällt. Wenigstens dürfte hier das oben für die Eizellen geltend gemachte Moment einer daraus hervorgehenden allzugrossen Gleichartigkeit der Keimzellen nicht so schwer in die Wagschale fallen. Bei den Eizellen mag wohl viel darauf ankommen, dass jede einzelne Eizelle ihr besonderes individuelles Gepräge hat, wie dies durch eine etwa abweichende Mischung des Keimplasmas erzeugt wird, denn hier kommen zwar niemals alle, aber doch häufig ein bedeutender Procent-

¹⁾ Die Untersuchungen von Oscar Hertwig über die Samenbildung von *Ascaris*, ferner die von Henking über Samenbildung bei Insekten haben diese Vermuthung seither als die richtige erwiesen. Vergleiche: Aufsatz XII. W. 1892.

satz der Eizellen auch wirklich zur Entwicklung; die Produktion von Samenzellen aber ist bei den meisten Thieren eine so ungeheure, dass nur ein ganz verschwindend kleiner Procentsatz derselben zur Befruchtung gelangt. Wenn nun also auch je 10, oder je 100 Spermatozoen genau die gleiche Mischung von Keimplasma enthielten, so dass also — soweit der väterliche Einfluss reicht — 10 oder 100 völlig ähnliche Individuen daraus hervorgehen müssten, wenn sie alle zur Befruchtung gelangten, so wird dies eben doch niemals eintreten, weil eben nur eines von 100,000 Spermatozoen oder von einer Million zur Befruchtung gelangt. Von diesem Gesichtspunkt aus würde man erwarten müssen, dass die Reductionstheilung des Keimkerns hier nicht erst am Ende der Samenentwicklung, sondern schon früher eintrete. Es fehlt an einem zwingenden Grunde, der die Verschiebung dieser Theilung bis ans Ende der Entwicklung hätte bewirken müssen, und ohne einen solchen kann die Naturzüchtung nicht in Thätigkeit treten. Natürlich ist es denkbar, dass andere Gründe vorhanden sind, welche eine solche Verschiebung dennoch nothwendig machten, indessen lassen sie sich zunächst nicht erkennen. Den Einfluss des specifisch histogenen Kernplasmas, des „spermogenen“, würde ich hier nicht als einen solchen Grund ansehen, weil die Massenverhältnisse ganz andere sind, als bei der Eizellenbildung, und weil es nicht undenkbar scheint, dass die geringe Menge von ächtem Keimplasma, welche ja auf jeder Stufe der Spermabildung in den Kernen vorhanden sein muss, auch bei einem Uebergewicht des spermogenen Kernplasmas zugleich mit diesem eine Theilung nach dem Reductionsmodus einging.

Sobald wir erst bestimmt wissen, welche der verschiedenen Formen der Kerntheilung Reductionstheilungen sind, sobald wird sich diese Frage in Bezug auf die Spermatogenese mit aller Sicherheit entscheiden lassen. Soviel aber kann man jetzt schon sagen, dass zu verschiedenen Perioden der Samenbildung auch verschiedene Formen der Kerntheilung vorkommen. Das geht mir nicht nur aus eigenen Beobachtungen hervor,

sondern ist auch schon von Anderen gesehen und hervorgehoben worden. So haben E. van Beneden und Julin¹⁾ schon 1884 es ausgesprochen, dass in der Spermatogenese von *Ascaris megalocephala* direkte und karyokinetische Kernteilung miteinander abwechseln. So betont Carnoy²⁾, dass nicht selten in demselben Hoden die verschiedenen Zellgenerationen bedeutende Differenzen hinsichtlich der Karyokinese zeigen können, „ja es kann dies selbst so weit gehen, dass direkte und indirekte Teilung nebeneinander hergehen können.“ Auch Platner³⁾ in seiner vortrefflichen Schrift über die Karyokinese bei den Lepidopteren macht darauf aufmerksam, dass die Karyokinese der Spermatocyten sich wesentlich unterscheidet von der der Spermatagonien. Seiner Darstellung nach liesse sich die letztere ganz wohl als Reductionsteilung deuten, denn es wird hier gar keine Äquatorialplatte gebildet und die Chromatin-Stäbchen (oder -Körner, wie sie hier bezeichnender zu nennen wären) bleiben von vorn herein nördlich und südlich vom Äquator liegen, um schliesslich an den entsprechenden Polen sich zum Tochterkern zu vereinigen. Wenn Carnoy richtig gesehen hat, kommt aber in den Samen-Mutterzellen noch die oben schon erwähnte und einstweilen als Reductionsteilung gedeutete Karyokinese vor, bei welcher die Chromatin-Stäbchen sich nicht der Länge nach spalten, oder doch erst nachträglich, nachdem sie bereits die Äquatorialplatte verlassen haben und gegen die Pole vorrücken. Carnoy selbst legt diesen Beobachtungen insofern keine besondere Bedeutung bei, als er in ihnen nur den Beweis sieht, dass die Längsspaltung der Kernschleifen bei verschiedenen Arten früher oder später eintreten kann, am Äquator, oder erst auf dem

¹⁾ E. van Beneden und Julin, „La spermatogénèse chez l'*Ascaride mégalocéphale*“. Bruxelles 1884.

²⁾ Carnoy, „La Cytodière chez les Arthropodes“.

³⁾ Gustav Platner, „Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zellteilung“. Internation. Monatsschrift f. Anatomie und Histologie, Bd. III, Heft 10. Leipzig 1886.

Weg nach den Polen, oder sogar erst an den Polen selbst. Aus seinen Angaben lässt sich nicht ersehen, ob die betreffende Kerntheilungsform etwa nur in einer bestimmten Zellgeneration der Spermatogenese vorkommt, wie es der Fall sein müsste, wenn es sich hier wirklich um eine Reductionstheilung handelte. Solange dieser Punkt nicht entschieden ist, lässt sich schon desshalb nicht mit Sicherheit darüber urtheilen, ob wir in der besprochenen Form der Karyokinese wirklich die gesuchte Reductionstheilung sehen dürfen. Neue, von diesen Gesichtspunkten aus unternommene Untersuchungen sind erforderlich, um hier zur Klarheit zu gelangen. Es würde auch hier Nichts nützen, jetzt schon weiter zu gehen und die zahlreichen Beobachtungen über Spermatogenese, wie sie bis jetzt vorliegen, einer genauen Sichtung zu unterziehen in Bezug auf etwaige Anhaltspunkte für die theoretische Forderung.

Nur das sei noch erwähnt, dass von den verschiedenen Kernen und Körpern, die von verschiedenen Beobachtern und an verschiedenem Material als Richtungskörper der Samenzellen oder Samenbildner in Anspruch genommen worden sind, meiner Ansicht nach der als „Nebenkern“ in den letzten Samenbildnern, den „Spermatiden“ Lavalette's¹⁾ beschriebene Körper am ersten noch diese Bedeutung haben dürfte. Ich möchte ihn aber nicht dem zweiten, sondern dem ersten Richtungskörper der Eizellen gleichstellen, d. h. ich wäre geneigt, in ihm den ausgestossenen oder doch durch innere Umwandlung unwirksam gemachten histogenen Theil des Kernplasmas zu sehen. Zwei Gründe bestimmen mich dazu: erstens ist es, wie oben zu zeigen versucht wurde,

¹⁾ Lavalette St. George, „Ueber die Genese der Samenkörper. Fünfte Mittheilung. Die Spermatogenese bei den Säugethieren und dem Menschen“. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. XV. 1878. Zusatz von 1892: Die hier angedeutete Vermuthung hat sich nicht bestätigt, wie ja überhaupt der ganze Gedanke einer Entfernung des „histogenen“ Idioplasmas durch Ausstossung aufgegeben werden muss; dasselbe wird nicht mechanisch entfernt, sondern, wie ich jetzt glauben möchte, aufgebraucht. W. 1892.

wahrscheinlicher, dass die Ahnenplasmen hier nicht durch Ausstossung beseitigt werden, sondern vermittelt einer gleichen Zelltheilung, und zweitens verlangt die Theorie, dass das histogene Kernplasma erst am Ende der Gewegebildung ausser Kraft trete.

Die ganze Frage der Kernumwandlung ist in Bezug auf die Einzelheiten bei den männlichen Keimzellen noch nicht spruchreif. Aus den bisher vorliegenden, äusserst zahlreichen und zum grossen Theil feinen und sorgfältigen Beobachtungen lässt sich noch nicht mit einiger Sicherheit abnehmen, wann und wie die Reductionstheilung des Kerns vor sich geht, noch auch welche Vorgänge die Reinigung des Keimplasmas von dem bloß histogenen Theil des Nucleoplasmas bedeuten. Aber grade für die weitere Forschung ist es vielleicht nicht ohne Werth gewesen, wenn ich versucht habe, die auf dem viel sichreren Gebiet der weiblichen Keimzelle gewonnenen Anschauungen auf dieses zu übertragen und so die Fragen aufzuzeigen, welche hier zunächst zu lösen wären.





IV.

DIE VERHÄLTNISSE BEI DEN PFLANZEN.

Es bleibt mir noch übrig, einen flüchtigen Blick auf die Pflanzen zu werfen. Offenbar kann die Reductionstheilung der Keimkerne, wenn sie überhaupt vorkommt, nicht auf die Keimzellen der Thiere beschränkt sein, es muss sich ein entsprechender Vorgang auch bei Pflanzen vorfinden, denn die geschlechtliche Fortpflanzung ist ihrem Wesen nach identisch bei Thieren und bei Pflanzen, und wenn beim thierischen Ei der Copulation des Eikernes eine Ausstossung der halben Zahl der Ahnenplasmen vorhergehen muss, so ist diese Nothwendigkeit auch für die Pflanzen als gegeben anzunehmen¹⁾.

Ob aber der Vorgang hier stets in Form einer Richtungskörper-Bildung auftritt und nicht vielleicht vorwiegend, oder doch häufig in Form einer gleichen Zelltheilung, das ist eine andere Frage. Allerdings kommen ja, wie wir haupt-

¹⁾ Guignard hat kürzlich nachgewiesen, dass bei Phanerogamen in der That eine Reduction der Kernstäbchen auf die Hälfte bei der Keimzellenbildung stattfindet. Für niedere Pflanzen ist dieser Nachweis noch nicht geführt, doch wissen wir durch Oltmans, dass bei der Reifung der Fucus-Eizellen Vorgänge mitspielen, die der Richtungskörpertheilung der thierischen Eier ganz analog sind. W. 1892.

sächlich durch Strasburger¹⁾ erfahren haben, auch bei zahlreichen Pflanzen Richtungskörper vor, d. h. es schnüren sich durch Theilung Zellen von der Keimzelle ab, die keine weitere Bedeutung mehr haben und zu Grunde gehen. Aber es ist mir doch zweifelhaft, ob man in ihrer Bildung stets die Entfernung der Hälfte der Ahnenplasmen zu sehen hat und nicht vielmehr die Beseitigung des histogenen Kernplasmas der Keimzelle. Dass auch bei hochdifferenzierten pflanzlichen Keimzellen, besonders männlichen, histogenes Kernplasma vorhanden sein, folglich auch bei der Reifung der Zelle beseitigt werden muss, scheint mir angenommen werden zu müssen, wenn man überhaupt diese ganze Vorstellung vom histogenen Kernplasma der Keimzellen annimmt. Allerdings ist es, wie ich früher schon sagte, sehr wohl denkbar, dass es ganz indifferente Keimzellen gibt, denen ein specifisch histologisches Gepräge noch ganz fehlt, und dann wird auch histogenes Kernplasma fehlen und ein Richtungskörper, der dasselbe aus der reifenden Keimzelle hinausschafft. Damit stimmt es, dass nicht überall bei den Pflanzen „Richtungskörper“ vorkommen. Ich möchte auch keineswegs behaupten, dass sie überall, wo sie vorkommen, die eben erwähnte Bedeutung haben müssen; ich wollte nur darauf hinweisen, dass die für die pflanzlichen Keimzellen postulierte Reductionstheilung des Kerns nicht nothwendigerweise immer in ihrer Bildung zu suchen sein dürfte, sondern vielleicht häufiger in gleichen Theilungen der Keimzellen zu irgend einer Periode ihrer Genese.

Es scheint mir auch nicht ausgeschlossen, dass ein Theil dieser pflanzlichen „Richtungskörper“ noch eine ganz andere Bedeutung haben könnte, nämlich die, irgend eine specielle Nebenfunction, etwa bei der Befruchtung, zu leisten; so vielleicht die sogenannten „Bauchkanalzellen“ der Archegoniaten und Coniferen. Seitdem ich weiss, dass nicht einmal die beiden „Richtungskörper“ der thierischen Eier identisch sind,

¹⁾ a. a. O. p. 92.

die doch äusserlich so vollkommen mit einander übereinstimmen und auch auf die gleiche Weise entstehen, bin ich mehr als früher geneigt, auch in den immerhin recht verschiedenartigen pflanzlichen „Richtungskörpern“ eine etwas gemischte Gesellschaft zu vermuthen.

Ich fühle mich aber durchaus nicht berechtigt, auf diesem Gebiete in irgend einer specielleren Weise mitzureden, und muss es den Botanikern überlassen, über diese Fragen zu entscheiden. Nur den allgemeinen Schluss, dass auch bei den Pflanzen eine Reductionstheilung der Keimzellenkerne vorkommen muss, wollte ich aussprechen.





V. FOLGERUNGEN IN BEZUG AUF VERERBUNG.

Die in den vorhergehenden Abschnitten entwickelten Vorstellungen führen zu merkwürdigen Schlüssen in Bezug auf die Theorie der Vererbung, die mit den bisherigen Vorstellungen über Vererbung keineswegs harmoniren. Wenn nämlich jedes Ei bei seiner Reifung die Hälfte seiner Ahnen-Idioplasmen ausstösst, dann können die Keimzellen einer und derselben Mutter nicht die gleichen Vererbungstendenzen enthalten, man müsste denn die gewagte und durch Nichts zu begründende Annahme machen wollen, es würden bei allen Eiern die entsprechenden Ahnenplasmen zurückbehalten. Wenn man aber bedenkt, wie zahlreiche Ahnenplasmen in einem Kern enthalten sein müssen, ferner wie unwahrscheinlich es ist, dass dieselben sich in jeder Keimzelle genau in derselben Weise zusammenordnen, und schliesslich wie unglaublich, dass der Kernfaden in jeder Keimzelle genau an den nämlichen Stellen zu Schleifen oder Stäbchen durchschnitten werden sollte, so wird man eine Reductionstheilung des Kerns, die so präcis arbeitet, dass in allen Keimzellen desselben Ovariums genau dieselben Ahnenplasmen mit dem Richtungskörper entfernt würden, für ein Ding der Unmöglichkeit halten. Wenn nun aber bei dem einen Ei diese, bei dem andern jene Gruppe

von Ahnenplasmen ausgestossen wird, dann kann kein Ei in Bezug auf die in ihm enthaltenen Vererbungstendenzen dem anderen völlig gleich, sie müssen alle verschieden sein; die Verschiedenheit wird in vielen Fällen nur eine geringe sein, wenn eben nahezu die gleiche Combination von Ahnenplasmen im Ei zurückgeblieben ist, sie wird aber unter Umständen auch eine relativ starke sein, wenn die im Ei zurückgebliebene Combination der Ahnenplasmen eine möglichst differente ist. Es wäre hier noch Vieles zu sagen, aber es würde mich jetzt zu weit von meinem Hauptthema ab- und in das Gebiet einer neuen Vererbungstheorie hineinführen.. Ich hoffe bei späterer Gelegenheit die hier nur angedeuteten vererbungstheoretischen Gedanken weiterführen zu können und möchte hier nur zeigen, dass die Consequenzen, zu welchen meine Auffassung der zweiten Eikerntheilung und des zweiten Richtungkörpers führen, keineswegs mit den Vererbungsthatfachen in Widerspruch stehen, dieselben vielmehr besser erklären, als es bisher möglich war.

Dass die Kinder eines menschlichen Elternpaares niemals völlig ähnlich sind, liess sich bisher nur durch die ganz vage Vorstellung verstehen, dass bei dem Einen die Vererbungstendenzen des Grossvaters, bei dem Andern die der Grossmutter, bei dem Dritten die des Urgrossvaters u. s. f. in den Vordergrund träten, ohne dass man im Geringsten hätte angeben können, warum dies geschieht. Oder man berief sich sogar auf die verschiedenen Ernährungseinflüsse, unter denen ja allerdings jedes Ei schon im Ovarium und auch später noch je nach seiner Lage und seiner unmittelbaren Umgebung steht. Ich selbst habe früher dieses Moment mit zur Erklärung herbeigezogen¹⁾, ehe ich mir klar bewusst war, wie verschwindend klein und ohnmächtig Ernährungseinflüsse gegenüber Vererbungstendenzen sind. Jetzt wird die Verschiedenheit der Kinder eines Paares einfach daraus zu verstehen sein,

¹⁾ Weismann, „Studien zur Descendenztheorie“, II, pag. 306. Leipzig 1876.

dass die verschiedenen mütterlichen Keimzellen — von den väterlichen soll später die Rede sein — verschiedene Combinationen von Ahnenplasmen enthalten, somit alle verschiedene Combinationen von Vererbungstendenzen, und dass dieselben durch ihr Zusammenwirken natürlich auch eine verschiedene Resultante geben, d. h. einen mehr oder weniger verschiedenen Sprössling.

Aber auch von der entgegengesetzten Seite her lässt sich die Ansicht von der Ungleichheit der Keimzellen mit grosser Wahrscheinlichkeit begründen, indem nämlich gezeigt werden kann, dass Identität der Sprösslinge nur dann vorkommt, wenn dieselben aus ein und derselben Eizelle herstammen. Es gibt bekanntlich unter den Kindern eines menschlichen Aelternpaares ausnahmsweise solche, welche sich bis zum Verwechseln ähnlich sehen; dies sind aber immer und ausnahmslos Zwillinge und es spricht Alles dafür, dass sie aus einem Ei stammen! Das heisst also mit anderen Worten: Die beiden Kinder sind vollkommen ähnlich, wie sie aus ein und demselben Eikeim hervorgingen, der natürlich auch nur einerlei Combination von Ahnen-Keimplasmen und somit von Vererbungstendenzen enthalten konnte. Die Componenten, welche den Aufbau des Organismus durch ihr Zusammenwirken leiten, waren dieselben, folglich mussten auch die Resultate, der Sprössling, beide Male derselbe sein. Zwillinge, die aus einem Ei stammen, sind identisch. Dies ist ein Satz, der zwar noch nicht mathematisch erwiesen werden kann, der aber als nahezu sicher betrachtet werden darf. Es gibt nun aber auch Zwillinge, welche diesen hohen Grad von Aehnlichkeit nicht besitzen, dies ist sogar der weitaus häufigere Fall, und seine Erklärung liegt darin, dass hier zwei Eizellen zu gleicher Zeit befruchtet wurden. In der That finden sich auch bei den meisten Zwillingen zwei Chorion und Amnien, viel seltener deren nur eines. Nur insofern ist der Beweis noch nicht vollständig, dass die ähnlichen Zwillinge stets aus einem Ei abstammen, als begreiflicherweise das Zusammentreffen der Abstammung aus einem

Ei und der hohen Aehnlichkeit nur in wenigen Fällen erst festgestellt werden konnte. Wir sehen also, dass unter Ernährungsbedingungen, die so gleichartig sind, als man es nur wünschen kann, zwei Eizellen sich zu ungleichen Zwillingen entwickeln, eine Eizelle aber zu ähnlichen. Ob das Letztere immer eintritt, lässt sich heute noch nicht sagen. Es wäre ja denkbar, dass der Anstoss zur Doppelbildung der Eizelle durch das Eindringen zweier Samenfäden gegeben würde, diese aber würden schwerlich — wie oben gezeigt wurde — ganz identische Vererbungstendenzen enthalten, und somit müssten dann aus einer Eizelle zwei minder ähnliche Zwillinge hervorgehen. Es scheinen in der That „einzelne Fälle beobachtet worden zu sein, in welchen Kinder aus einem Amnios Verschiedenheiten zeigten“ ¹⁾. Ich glaube aber nicht, dass stets zwei Samenfäden dazu gehören, damit Zwillingsbildung in einem Ei eintrete. Allerdings wissen wir ja durch Hermann Fol ²⁾, dass Superfötation bei Seestern-Eiern mehrfach gleichzeitige Ansätze zur Embryonal-Entwicklung hervorruft, aber es entstehen daraus nicht mehrere Embryonen und junge Thiere, sondern die Embryonalentwicklung hört bald auf, und das Ei stirbt ab. Auch die neueren Beobachtungen von Born ³⁾ an Froscheiern machen es zwar wahrscheinlich, dass das Eindringen von zwei Spermatozoen Doppelbildungen am Ei hervorrufen, aber auch hier handelte es sich immer nur um Missbildungen, nicht um Zwillinge. Von den Zwillingsbildungen aus einem Ei, wie sie für das

¹⁾ Als ich Obiges schrieb, kannte ich noch nicht die Schrift von Galton: „The History of Twins“ (1875), in welcher mit Bestimmtheit angegeben wird, dass auch aus einem Ei „unähnliche“ Zwillinge hervorgegangen sind. Galton gibt dafür eine sehr verwickelte Erklärung; die einfachste wird die sein, dass hier die Theilung, d. h. Verdopplung des Eies, der Befruchtung vorhergegangen ist, folglich jede Eihälfte durch ein besonderes Spermatozoon befruchtet wurde. W. 1892.

²⁾ Fol, „Recherches sur la fécondation et le commencement de l'phénogénie“. Genève, Bâle, Lyon. 1879.

³⁾ Born, „Ueber Doppelbildungen beim Frosch und deren Entstehung“. Breslauer ärztl. Zeitschrift 1882.

Vogelei festgestellt sind, wissen wir nichts davon, dass sie in Folge von Superfötation entstanden sind. Wenn aber angenommen werden darf, dass die menschlichen Zwillinge mit hoher Aehnlichkeit nur aus einem Ei herkommen, dann scheint es mir recht wahrscheinlich, dass sie auch nur von einer Samenzelle befruchtet worden sind. Denn es ist nicht abzusehen, wie diese hohe Aehnlichkeit zu Stande kommen sollte, wenn zwei verschiedene männliche Keimzellen dabei im Spiel gewesen wären, von denen wir doch annehmen müssen, dass sie nur äusserst selten, vielleicht sogar niemals identisches Keimplasma enthalten werden. Der Eikern wird sich mit einer Samenzelle verbinden, aber der aus dieser Vereinigung hervorgehende Furchungskern wird sich sammt dem Ei in zwei Tochterkerne theilen, ohne dass die normaler Weise dabei stattfindende ontogenetische Veränderung des Keimplasmas eintritt. Das Kernplasma der beiden Tochterzellen bleibt zunächst noch Keimplasma und dann erst beginnt die ontogenetische Umwandlung desselben, die dann natürlich in beiden in der gleichen Weise erfolgen und zu zwei identischen Sprösslingen führen muss. Das ist wenigstens doch eine mögliche Erklärung, die so lange vorhalten kann, bis die Beobachtung sie bestätigt oder widerlegt.





VI. ZUSAMMENFASSUNG.

Fasse ich die Ergebnisse dieser Schrift kurz zusammen, so ist die fundamentale Thatsache, auf der sich alles Uebrige aufbaut, die, dass bei allen befruchtungsbedürftigen thierischen Eiern zwei Richtungskörperchen als Vorbereitung zur Embryonalentwicklung ausgestossen werden, bei allen parthenogenetischen Eiern nur eines.

Dies beseitigt zunächst eine jede rein morphologische Erklärung des Vorgangs. Wäre derselbe physiologisch bedeutungslos, so müsste die phyletische Reminiscenz einer zweimaligen Theilung des Eikerns beim parthenogenetischen Ei ebenso gut beibehalten worden sein, als beim befruchtungsbedürftigen.

Nach meiner Ansicht bedeutet das erste Richtungskörperchen die Entfernung des nach Erlangung der Reife überflüssig gewordenen ovogenen Kernplasmas, das zweite kann hingegen nur die Entfernung eines Theiles des Keimplasmas selbst bedeuten, und zwar in der Art, dass dadurch die Zahl der Ahnen-Idioplasmen, welche es zusammensetzen, auf die Hälfte reducirt wird. Diese Reduction muss auch in den männlichen Keimzellen stattfinden, ohne dass es aber bei diesen schon heute möglich wäre, sie mit Sicherheit auf einen der bisher beobachteten histologischen Vorgänge der Spermatogenese zu beziehen.

Parthenogenese tritt ein, wenn die ganze Summe der von den Eltern ererbten Ahnen-Keimplasmen im Kern der

Eizelle verharret. Entwicklung durch Befruchtung aber bedingt, dass zuvor die Hälfte dieser Ahnenplasmen aus dem Ei ausgestossen werde, worauf dann die zurückgebliebene Hälfte im Act der Copulation mit dem Spermakern sich wieder zu der ursprünglichen Zahl ergänzt.

In beiden Fällen hängt der Eintritt der Embryogenese von dem Vorhandensein einer bestimmten, und zwar der gleichen Masse von Keimplasma ab. Diese wird beim befruchtungsbedürftigen Ei durch den Hinzutritt des Spermakerns hergestellt, und der Beginn der Embryogenese folgt daher der Befruchtung auf dem Fusse nach. Das parthenogenetische Ei enthält die nöthige Masse von Keimplasma schon in sich, und dieselbe tritt in Thätigkeit, sobald der eine Richtungskörper das Ei vom ovogenen Kernplasma befreit hat. Die früher einmal von mir aufgeworfene Frage: wann ist das parthenogenetische Ei entwicklungsfähig? lässt jetzt die präzise Antwort zu: unmittelbar nach Ausstossung des Richtungskörpers.

Für die Theorie der Vererbung ergibt sich aus Vorstehendem die bedeutungsvolle Folgerung, dass die Keimzellen eines bestimmten Individuums nicht die gleichen Vererbungstendenzen enthalten, sondern dass sie alle in dieser Beziehung verschieden sind, dass keine genau dieselbe Combination von Vererbungstendenzen enthält, wie die andere, und dass eben hierauf die längst bekannte Verschiedenheit der Kinder eines menschlichen Elternpaares beruht.

Der tiefere Sinn dieser Einrichtung muss aber wohl ohne Zweifel in der dadurch unausgesetzt erhaltenen und stets wieder neu combinirten individuellen Variabilität gesehen werden, wie denn dadurch die geschlechtliche Fortpflanzung selbst um so mehr in dem Lichte einer Einrichtung erscheint, durch die ein immer wechselnder Reichthum individueller Gestaltung hervorgerufen wird.



VERMEINTLICHE
BOTANISCHE BEWEISE
FÜR
EINE VERERBUNG ERWORBENER EIGENSCHAFTEN.

ERLANGEN 1888.



Seitdem ich im Jahre 1883 in einer Rede über die Vererbung die Meinung ausgesprochen habe, dass erworbene Eigenschaften nicht vererbt werden können, dass keine Beweise für eine solche Art der Vererbung vorliegen und dass sie auch theoretisch unwahrscheinlich ist, dass wir daher versuchen müssen, die Umwandlung der Arten ohne Zuhilfenahme dieser Hypothese zu erklären, haben sich verschiedene Forscher über die Frage geäußert, manche in zustimmendem, andere in ablehnendem Sinne. Ich brauche nicht mehr von denen zu reden, die meine Ansicht bekämpften, ehe sie noch begriffen hatten, um was es sich dabei handelt und was mit den „erworbenen“ Eigenschaften eigentlich gemeint sei. Es ist inzwischen wohl ziemlich allgemein zum Verständniss gekommen, dass es sich dabei um ein tiefgreifendes Problem handelt, von dessen Beantwortung unsere Vorstellung von den Ursachen der Artbildung wesentlich mitbestimmt wird. Denn wenn erworbene Eigenschaften nicht vererbt werden können, so fällt damit der Lamarckismus vollständig zusammen; wir müssen das Erklärungsprincip aufgeben, welches für Lamarck das einzige war, welches auch von Darwin noch beibehalten wurde, wenn auch bedeutend eingeschränkt durch sein Selectionsprincip. Grade die scheinbar so überaus mächtigen Factoren der Umbildung: Gebrauch oder Nichtgebrauch eines Theils, Uebung oder Vernachlässigung desselben können nun keinen direkt umgestaltenden Einfluss mehr auf die Art aus-

üben, und ebenso wenig irgend welche andere Einwirkungen, wie Nahrung, Licht, Feuchtigkeit und die Combination verschiedener Einflüsse, welche wir als Klima zusammenfassen, insofern dieselben nur im Stande seien, den Körper (Soma) des einzelnen Individuums zu verändern, nicht aber das Keimplasma. Alle Veränderungen des Soma, welche beim einzelnen Individuum durch derartige äussere Einflüsse etwa veranlasst werden, können nun für eine Umgestaltung der Art nicht mehr herbeigezogen werden, und zwar deshalb, weil sie sich auf die Keimzellen, aus denen die folgende Generation hervorgeht, nicht übertragen können. Sobald also die Thatsachen uns zwingen — und wie mir scheint, thun sie dies — die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften zu verwerfen, so bleibt zur Erklärung der Artumwandlung nur noch ein Princip übrig: die direkte Keimesabänderung, mag man sich nun dieselbe wie immer zu Stande gekommen und wie immer zu zweckmässigen Resultaten geleitet denken.

Sicherlich wird nun dadurch unsere Aufgabe, den Hergang dieser Umwandlungen zu begreifen, nicht erleichtert, vielmehr ganz erheblich erschwert, denn gar manche Erscheinungen lassen sich nun nicht mehr ohne Weiteres verstehen, und wir sind gezwungen, auf andere Erklärungen derselben zu sinnen. Allein schwerlich wird dies Jemand für einen Grund gegen die Annahme dieser Ansicht halten wollen, da es uns doch wohl nicht auf grösstmögliche Bequemlichkeit, sondern auf Richtigkeit unserer Erklärungen ankommt. Wir suchen die Wahrheit, und wenn wir erkennen, dass wir bisher auf falschem Wege einherzogen, so müssen wir umkehren und einen andern Weg suchen, mag er auch schwieriger sein.

Meine Ansicht beruht einerseits auf gewissen theoretischen Erwägungen, wie ich sie in frühern Schriften zu entwickeln versuchte¹⁾, und wie sie auch hier noch näher erwähnt werden sollen, andererseits aber auf dem Fehlen jedes thatsächlichen

¹⁾ Siehe die Aufsätze II, IV und VI.

Beweises für die Vererbung erworbener Eigenschaften. Eine Widerlegung derselben könnte auf zweierlei Wegen erfolgen. Einmal dadurch, dass diese jetzt noch fehlenden Beweise beigebracht würden, andererseits aber auch dadurch, dass gezeigt würde, wie gewisse Klassen von Erscheinungen durchaus keine Möglichkeit der Erklärung zulassen ohne die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften. Man wird indessen zugeben, dass mit Beweisen der letzteren Art recht vorsichtig umgegangen werden muss, da unsere Unfähigkeit, eine Erscheinung zu erklären, eine nur augenblickliche sein kann, die mit dem Fortschreiten der Erkenntniss von selbst verschwindet. Wer hätte es vermocht, die Zweckmässigkeiten im Bau der Thiere und Pflanzen zu erklären, ehe das Licht des Selectionsgedankens auf diese Erscheinungen gefallen war? Und hätte man aus diesem Grunde nun schon ein Recht gehabt, eine sonst unbekannte und gänzlich unerwiesene Kraft der Organismen anzunehmen, welche sie auf äussere Einflüsse stets mit zweckmässigen Veränderungen antworten lässt?

Ich will mich übrigens durch diesen Hinweis keineswegs der Verpflichtung entziehen, meiner Ansicht entgegenstehende Erscheinungen, so weit ich es vermag, auf dieser Basis verständlich zu machen, oder doch dem Verständniss näher zu führen; ich habe vielmehr schon in meiner ersten Schrift über Vererbung damit begonnen. Damals suchte ich vor Allem zu zeigen, wie sich die Thatsache, dass nicht mehr gebrauchte Organe rudimentär werden, auch ohne die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften sehr wohl erklären lasse, und ebenso die Entstehung der Instinkte, die man nach Darwin's Vorgang als vererbte Gewohnheiten gedeutet hatte, und die nun unerklärbar zu werden schienen, sobald die im Einzelleben angenommenen und eingeübten Gewohnheiten nicht vererbt werden sollten. Ich suchte zu zeigen, dass man die Instinkte durchweg auf Selectionsprocesse zu beziehen hat.

Noch andere Erscheinungen, die meiner Ansicht Schwierigkeiten zu bereiten schienen, wurden damals schon besprochen

und derselben einzuordnen gesucht, und vielleicht ist es mir gelungen, zu zeigen, dass auch für sie andere, ebenfalls zureichende und einfache Erklärungen gegeben werden können.

Gewiss aber lassen sich mir noch manche Erscheinungen entgegen halten, für welche die Erklärung erst gefunden werden muss. So hat neuerdings Romanes nach dem Vorgang Herbert Spencer's die Erscheinungen der Correlation für die Vererbung erworbener Eigenschaften ins Feld geführt. Ich hoffe aber in nicht allzu ferner Zeit auch auf diese Einwürfe eingehen und zeigen zu können, dass auch diese Stütze der alten Ansicht morsch ist und einer schärfern Kritik nicht Stand hält, dass sie nicht als indirekter Beweis für eine Hypothese gelten darf, für die ein direkter Beweis noch gänzlich aussteht. Ueberhaupt ist bei der ganzen Frage doch nicht zu vergessen, dass nicht auf meiner Seite eine Hypothese zu erweisen ist, sondern auf der der Gegner. Dass auch erworbene Eigenschaften vererbt werden, ist der Satz, den sie vertheidigen und den sie zu erweisen hätten, denn dass er bisher als eine selbstverständliche Wahrheit von fast Allen angenommen und nur von ganz Wenigen, wie His, du Bois-Reymond und Pflüger in Zweifel gezogen wurde, kann doch den Sachverhalt nicht umkehren, und die Hypothese von der Vererbung erworbener Eigenschaften zur Thatsache erheben. Bis jetzt liegt noch nicht eine einzige Erfahrung vor, welche diese Annahme zu erweisen im Stande wäre. Dieser Beweis müsste also erst erbracht, es müssten Erfahrungen aufgezeigt werden, die nur in diesem Sinne verstanden werden können. Wenn z. B. gezeigt würde, dass künstliche Verstümmelungen der Eltern sich spontan bei den Nachkommen wieder einstellen, und zwar in genügender Häufigkeit, um den Zufall auszuschliessen, so wäre dieser Beweis als erbracht anzusehen. Eine Vererbung von Verstümmelungen ist nun zwar sehr oft behauptet worden, auch wieder in allerjüngster Zeit, aber keine der betreffenden Beobachtungen hält einer wissenschaftlichen Kritik Stand, und ich glaube mir ein näheres Eingehen darauf um so mehr

ersparen zu dürfen, als Döderlein schon in sehr hübscher und zutreffender Weise die auf der letzten deutschen Naturforscher-Versammlung nicht ohne einigen Lärm vorgeführten schwanzlosen Katzen beleuchtet hat¹⁾).

Ich gelange zum eigentlichen Gegenstand dieses Aufsatzes: zu den botanischen Beweisen für eine Vererbung erworbener Abänderungen. Der Botaniker Detmer²⁾ hat in jüngster Zeit gewisse Erscheinungen aus dem Gebiete der Pflanzenphysiologie in diesem Sinne geltend gemacht, und wenn ich auch glaube, dass dieselben nicht mit Recht eine solche Verwerthung finden dürfen, so scheint mir doch eine Besprechung derselben nicht ohne Werth, ja ich möchte glauben, dass grade diese und einige andere zu berührende Erscheinungen aus der Pflanzenphysiologie recht geeignet sind, um die ganze, so vielfach verkannte und missverstandene Frage von einer neuen Seite her zu beleuchten. Ich würde das sicherlich lieber einem Botaniker überlassen haben, da ich aber nicht weiss, ob mir von dieser Seite Unterstützung zu Theil werden wird, so muss ich es wohl selbst versuchen, und vielleicht liegt sogar ein Vortheil für die Klarlegung der Verhältnisse darin, dass ein den herkömmlichen botanischen Anschauungen ferner Stehender und auf einem andern That-sachenkreis Heimischer die von der modernen Botanik gefundenen That-sachen von allgemeinen Gesichtspunkten ins Auge fasst. Denn es handelt sich natürlich hier nicht um die Richtigkeit der That-sachen, ja nicht einmal um die Richtigkeit ihrer Deutung, sondern um die Schlüsse, die daraus gezogen werden dürfen. Dazu aber, sollte ich denken, ist es nicht durchaus nöthig, Fachmann zu sein. Fragen von allgemeiner biologischer Bedeutung, wie die von der Vererbung, können nicht auf dem zoologischen oder dem botanischen That-sachengebiete allein gelöst werden; wir müssen gegen-

¹⁾ Vergl. Biol. Centralbl., Bd. VII, Nr. 23.

²⁾ „Zum Problem der Vererbung“, Pflüg. Arch. f. Physiologie, Bd. 41 (1887), p. 203.

seitig übergreifen und zusehen, ob die Anschauungen, die wir wesentlich auf dem einen Gebiete gewonnen haben, sich auf das andere übertragen lassen, oder ob dort Erscheinungen vorkommen, die mit ihnen in Widerspruch stehen und zur Umkehr oder Abänderung zwingen.

Detmer beginnt mit der Vorführung von solchen Tatsachen, welche ihm zu erweisen scheinen, dass ziemlich bedeutende Veränderungen des Organismus direkt durch äussere Einflüsse bewirkt werden können; er ist der Ansicht, dass ich die Grösse dieses Einflusses unterschätze, dass ich mir die Abänderungen, welche am einzelnen Individuum auf diesem Wege entstehen können, zu klein vorstelle. Nun ist es zwar offenbar für die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften ganz gleichgültig, ob die durch äussere Einflüsse direkt hervorgerufenen Abänderungen des Soma grösser oder kleiner sind, es kommt vielmehr nur darauf an, ob sie vererbt werden können oder nicht. Könnten sie das, dann würden auch die allerkleinsten Abänderungen sich im Laufe der Generationen durch Summation zu bedeutenden Umgestaltungen steigern können. Auf diese Weise hat sich ja Lamarck und auch Darwin die unwandelnde Wirkung äusserer Einflüsse vorgestellt. Interessant ist es nun, zu sehen, was Detmer für direkt bewirkte Abänderung erklärt; man empfindet dabei recht deutlich den Unterschied in den Anschauungen, der durch den verschiedenen Erfahrungskreis des Botanikers und des Zoologen bedingt wird. Um so mehr wird es erwünscht sein, sich darüber klar zu werden.

Zunächst wird der dorsoventrale Bau der Sprosse von *Thuja occidentalis* angeführt, der sich hauptsächlich darin kundgibt, dass die Oberseite dieser Sprosse pallisadenförmige grüne Zellen aufweist, während die dem Licht abgewandte Unterseite grüne Zellen von kürzerer („isodiametrischer“) Form besitzt. Werden nun „Thuja-Zweige vor ihrem Austreiben durch Festbinden“ derart umgedreht, dass oben und unten miteinander vertauscht wird, so kehrt sich auch der anatomische Bau des Sprosses um; die Seite des

Sprosses, welche eigentlich zur Unterseite bestimmt war, jetzt aber künstlich zur Oberseite gemacht wurde, nimmt nun auch den Bau der Oberseite an und entwickelt das charakteristische „Pallisadenparenchym“, und andererseits bildet sich die Unterseite, welche eigentlich zur Oberseite bestimmt war, nun zu dem charakteristischen „Schwammparenchym“ der Unterseite aus. Daraus zieht nun Detmer den Schluss, dass die „Dorsoventralität der Thuja-Sprosse Folge einer äussern Kraftwirkung ist“, und zwar, dass „nach Allem, was wir wissen, das Licht als ursächliches Moment angesehen werden muss“.

Dieser Schluss beruht nun wohl einfach auf einer Begriffsverwechslung. Dass das Licht in dem betreffenden Versuch der Anlass zu der Structurumkehr ist, wird niemand bezweifeln, wohl aber, dass es die Ursache ist, welche dem Thuja-Spross die Fähigkeit verschafft hat, Pallisaden- und Schwammparenchym zu bilden. Wenn eine Erscheinung nur unter gewissen Bedingungen eintritt, so folgt daraus doch nicht, dass die Bedingungen auch die Ursache der Erscheinung sind. Die Blutwärme ist eine Bedingung, ohne welche sich aus dem Ei ein Hühnchen nicht entwickeln kann, aber schwerlich wird jemand behaupten wollen, das Hühnerei habe seine Fähigkeit, zum Hühnchen zu werden, durch die Wärme erlangt. Offenbar hat es dieselbe vor Allem in Folge eines unendlich langen, phyletischen Entwicklungsganges erlangt, der schliesslich zu einer solchen chemisch-physicalischen Structur des Eies und der sie befruchtenden Samenzelle führte, dass bei ihrer Vereinigung ein Hühnchen daraus werden muss und weder eine Gans noch eine Ente — vorausgesetzt die Erfüllung gewisser Bedingungen, die man deshalb Entwicklungsbedingungen nennt und unter welche auch die Wärme gehört. So ist denn also kurz gesagt die physische „Natur“ des Eies die Ursache der Hühnchen-Entwicklung, und so wird auch die physische „Natur“ des Thuja-Sprosses die Ursache sein, warum derselbe die für seine Art charakteristischen Gewebe entwickelt, nicht aber das Licht. Letzteres spielt bei

der Entfaltung des Thuja-Sprosses nur die Rolle, welche die Wärme bei der Entwicklung des Hühnchen-Eies spielt: es ist eine der Entwicklungsbedingungen.

Nun steht aber die Sache beim Thuja-Spross insofern anders, als hier zwei Entwicklungsmöglichkeiten vorliegen, nicht bloß eine; die Oberseite des Sprosses kann die Structur der Unterseite annehmen, die Unterseite die der Oberseite, und zwar hängt diese Structurumkehr von der Art der Belichtung ab. Wenn aber auch die Structurumkehr durch das Licht veranlasst wird, was berechtigt uns zu der Annahme, dass auch die Structur selbst direkte Folge der Lichtwirkung sei? Ich wüsste wahrlich nicht, warum die physische Natur eines Pflanzentheils nicht so beschaffen sein könnte, dass je nach dem Eintritt dieser oder jener Entwicklungsbedingung auch diese oder jene Structur zu Stande käme, bei stärkerer Belichtung die Structur der Oberseite, bei schwächerer die der Unterseite? Diese spezifische „Natur“ der Thuja-Knospe aber wird wie die des Hühnereies auf ihrer phyletischen Entwicklung beruhen, auf ihrer Vorgeschichte, wie dies bei allen Keimen und aller individuellen Entwicklung angenommen werden muss. Es kann also keine Rede davon sein, dass man den Umkehrversuch des Thuja-Sprosses als einen Fall von Abänderung durch direkten Einfluss äusserer Bedingungen auffassen dürfe, es ist vielmehr ein Fall von doppelter Anpassung, einer jener Fälle, in welchen die spezifische „Natur“ des Organismus oder eines Theils desselben, oder des Keims so eingerichtet ist, dass sie auf verschiedene Einwirkungen verschieden antwortet.

Uebrigens lässt sich ein ganz analoger Umkehrversuch an den Klettersprossen des Epheu machen, wie ich aus Sachs „Vorlesungen“ entnehme. Solche Sprosse treiben an der Lichtseite nur Blätter, an der Schattenseite nur Wurzeln, mit denen sie sich beim Klettern befestigen. Dreht man nun die Pflanze so um, dass die Wurzelseite belichtet, die Blätterseite beschattet wird, so bringt von nun an die bisherige Wurzelseite Blätter und die bisherige Blätterseite

des Sprosses Wurzeln hervor. Mit andern Worten: der Epheuspross antwortet auf Belichtung mit Blattbildung, auf Beschattung mit Wurzelbildung, grade so wie Lakmuspapier mit Säure rot, mit Alkalien aber blau sich färbt. Die physische Natur des Epheusprosses ist gegeben, sie wird ebenso wenig erst durch Belichtung gebildet, als die physische Natur des Lakmuspapiers durch Säure oder Alkali gebildet wurde, aber sie reagirt anders auf Belichtung, als auf Beschattung.

Was würde man dazu sagen, wenn man den Farbenwechsel des Laubfrosches als Beweis für die Grösse der durch äussere Einflüsse direkt bewirkten Abänderungen des Soma anführen wollte? Das Thier ist hellgrün, so lange es auf grünen Blättern sitzt, wird aber braun bis schwarz, wenn es in düstere Umgebung versetzt wird. Hier liegt nun eine offenbare Anpassung vor, denn der Farbenwechsel des Frosches beruht auf einem verwickelten Reflex-Mechanismus. Die Veränderungen der Farbstoffzellen der Haut werden nicht durch die Bestrahlung der Haut mit verschiedenem Licht hervorgerufen, sondern durch die verschiedenartige Bestrahlung der Retina; geblendete Frösche reagieren nicht mehr auf den Lichtwechsel der Umgebung. Hier kann also Niemand auf den Gedanken kommen, die direkte Wirkung des grünen Lichtes der gewöhnlichen Umgebung habe die Haut des Frosches grün gefärbt, man wird vielmehr zugeben müssen, dass hier und in allen ähnlichen Fällen nur eine Erklärung möglich ist, diejenige durch Selectionsprozesse. Hier handelt es sich freilich nicht um verschiedene ontogenetische Entwicklung je nach dem Eintritt dieser oder jener äussern Bedingungen, sondern nur um verschiedene Reaction des fertigen Organismus, aber auch Fälle der andern Art scheinen im Thierreich vorzukommen. Die sehr sorgfältigen und ausgedehnten Untersuchungen Poulton's über die Farben gewisser Raupen haben mit Bestimmtheit ergeben, dass die betreffenden Arten eine doppelte Entwicklungsmöglichkeit in sich tragen und dass die Entscheidung darüber, ob die eine

oder die andere Möglichkeit zur Wirklichkeit wird, von den äussern Umständen gegeben wird. Poulton erzog gewisse Spanner-Raupen inmitten zahlreicher dunkler Zweige ihrer Nährpflanze und sah sie im Laufe ihrer Entwicklung dieselbe dunkle Rindenfarbe annehmen. Hielt er dieselbe Art von Raupen dagegen von Jugend auf zwischen hellen Blättern, so wurden die Thiere zwar nicht blattgrün, aber erheblich heller, mehr bräunlichgrün. Auch die Raupen des Abendpfaunauges (*Smerinthus ocellatus*) enthalten die Möglichkeit, verschiedene Nüancen von Grün anzunehmen und sich dem Grün der Pflanzenwelt, auf welcher sie grade leben, bis zu einem gewissen Grade anzunähern. Es kann nun gar keine Rede davon sein, die phyletische Entwicklung der grünen Farbe dieser und so vieler anderer Raupen etwa vom Sitzen auf grünen Blättern abzuleiten in dem Sinn, dass die Bestrahlung der Haut mit grünem Licht die grüne Färbung derselben auf direktem Wege hervorgerufen hätte. Dies ist längst erwiesen, zum Theil schon durch Darwin, zum Theil auch durch frühere Untersuchungen von mir selbst. Wir haben auch hier keine andere Erklärung als die durch Selection; die Farbe der Raupen hat sich im Laufe der Zeiten allmählig immer mehr und mehr der Farbe der Blätter und oft auch der Blattseite angepasst, auf welcher sie zu leben pflegen, nicht durch direkte Wirkung des Lichtes, sondern durch Auswahl der Bestgeschützten. Die oben erwähnten Fälle Poulton's beweisen nun, dass bei solchen Arten, welche auf verschiedenen und verschieden gefärbten Pflanzen vorkommen, das Anpassungsergebnis ein complicirteres war, indem jedes Individuum die Möglichkeit erlangt hat, eine hellere oder eine dunklere Färbung anzunehmen, so zwar, dass die Entscheidung darüber das Licht gibt, welches die einzelne Raupe während ihres Heranwachsens trifft. Hier haben wir also genau den Fall des Thuja-Sprosses, dessen Zellen zu Pallisaden- oder zu Schwammparenchym sich ausbilden, je nachdem sie auf die Ober- oder die Unterseite des Sprosses zu liegen kommen.

Nach Allem, was wir bis jetzt über die Entstehung des Geschlechts bei getrennt geschlechtlichen Thieren wissen, dürfen wir uns vorstellen, dass es sich hier um einen ähnlichen Fall handelt, d. h. um eine in jedem Keim vorhandene doppelte Anlage, die eine zur Männlichkeit, die andere zur Weiblichkeit, von welchen aber stets nur eine gleichzeitig zur Entwicklung kommt und wobei wesentlich äussere Umstände die Entscheidung geben, welche der beiden möglichen Entwicklungsbahnen thatsächlich eingeschlagen wird. Allerdings muss man hier den Begriff der äusseren Umstände weit fassen und Alles darunter verstehen, was nicht Keimplasma selbst ist. Ueberhaupt liegt dieser Fall noch keineswegs ganz im Klaren, und ich erwähne ihn nur als ein Beispiel, welches — seine Richtigkeit einmal vorausgesetzt — meine Meinung über den Fall des Thuja-Sprosses weiterhin zu illustriren geeignet ist.

Ganz ebenso wie mit dem Thuja-Spross verhält es sich mit den beiden andern Thatsachen, welche Detmer für die umwandelnde Macht äusserer Einflüsse anführt. Die Tropaeolum-Pflanzen, welche in feuchter Luft aufwachsend Blätter von andern anatomischen Eigenschaften hervorbringen, als solche, die in trockner Luft heranwachsen und die Verschiedenheiten im Bau der Blätter mancher Pflanzen, je nachdem sie in der Sonne oder im Schatten wachsen. Alle diese Verschiedenheiten beweisen nichts für die direkte Bewirkung structureller Unterschiede durch äussere Einflüsse. Wie wollte man es erklären, dass die Blätter sich in allen diesen Fällen in höchst zweckmässiger Weise verändern? Oder soll etwa angenommen werden, dass die Organismen von vornherein so eingerichtet sind, dass sie veränderte Bedingungen mit zweckmässigen Abänderungen beantworten müssen? Wer das heute noch behaupten wollte oder überhaupt nur noch daran als eine Möglichkeit dächte, der bewiese damit, dass er die Thatsachen nicht kannte und keinen Anspruch hätte, in Sachen des Transformismus gehört zu werden. Denn die erste Vorbedingung zu wissenschaftlicher Mitarbeit ist, dass

man wisse, was über die betreffenden Fragen bereits gedacht und gesagt worden ist. Es ist aber schon oft gezeigt worden, dass ganze Klassen von zweckmässigen Einrichtungen, Tausende und aber Tausende von Einzelercheinungen unmöglich von direkter Einwirkung der äussern Einflüsse herrühren können. Wenn Raupen, die bei Tage sich in die Ritzen der Rinde verstecken, rindenfarbig sind, andere, die auf den Blättern sitzen, grün, so kann das nicht auf direkter Wirkung der Rinde oder der Blätter beruhen, und noch weniger alle die Einzelheiten der Zeichnung und Färbung, wodurch die betreffenden Thiere ihrer Umgebung noch ähnlicher gemacht sind. Wenn bei Nachtschmetterlingen die Oberseite grau ist, wie die Mauer, auf der sie bei Tage schlafen, bei Tag-schmetterlingen aber die Unterseite der in der Ruhe auf-geklappten Flügel diese Schutzfärbung zeigt, so kann das auch nicht auf dem direkten Einfluss der Mauer beruhen, sondern muss — wenn es überhaupt auf natürlichem Wege entstanden ist — auf indirektem Wege durch die Mauer hervorgerufen worden sein u. s. w. Man sollte doch nicht gezwungen sein, immer wieder auf dieses ABC unseres Wissens und Denkens über Transmutations-Ursachen zurückzugreifen!

Wer sich aber dies gegenwärtig hält und sich bewusst ist, dass eine ungezählte Schaar von zweckmässigen Einrichtungen der Organismen unmöglich auf direkter Wirkung äusserer Einflüsse beruhen kann, der wird recht vorsichtig werden, wenn er etwa in einem einzelnen Fall geneigt sein möchte, eine zweckmässige Einrichtung als direkte Folge äusserer Einwirkung zu betrachten. Hätte Detmer diese Vorsicht walten lassen, so wäre er davor bewahrt geblieben, als Resumé der angeführten pflanzen-physiologischen Experimente den Satz hinzuschreiben: „Es ist, wie wir gesehen haben, in gewissen Fällen möglich, den anatomischen Bau bestimmter Pflanzenorgane auf experimentellem Wege zu modificiren. Hier tritt dann die Relation zwischen jenem und den äussern Einflüssen unzweifelhaft klar hervor. Diese letztern wirken als Ursache. Die anatomische Gestal-

tung der Pflanzenglieder ist Folge dieser Ursache.“ Ein wenig mehr Logik hätte ihn auch davor bewahrt, denn seine Folgerung beruht einfach auf der oben schon bezeichneten Verwechslung der wirklichen Ursache einer Erscheinung mit einer der Bedingungen, unter welchen sie allein ins Leben treten kann. Ebenso gut könnte man die von der modernen Pflanzenphysiologie in so glänzender Weise untersuchten und festgestellten Erscheinungen des Geotropismus, Hydrotropismus und Heliotropismus als direkte Wirkungen der Schwere, des Wassers und des Lichtes betrachten, und ich weiss nicht, ob nicht manche Botaniker zu dieser Annahme mehr oder weniger hinneigen. Dennoch ist nichts leichter, als zu zeigen, dass dem nicht so sein kann. Unter Geotropismus versteht man bekanntlich die Eigenschaft der Theile einer Pflanze, in einem bestimmten Winkel zur Richtung der Schwerkraft zu wachsen; die Wurzel wächst z. B. in der Richtung gegen den Mittelpunkt der Erde, sie ist „positiv geotropisch“, der Spross dagegen wächst in entgegengesetzter Richtung, er ist „negativ geotropisch“. Nun ist aber die Geotropie keine Ureigenschaft der Pflanze, sie fehlt auch wirklich heute noch denjenigen Pflanzen, welche keine feste und bestimmte Lage einnehmen, wie vielen Algen; sie kann erst aufgetreten sein mit der Befestigung der Pflanze im Boden. Wollte man nun annehmen, die unausgesetzte, durch Generationen andauernde Einwirkung der Schwerkraft habe diese Eigenschaft, in geotropischer Richtung zu wachsen, bei der Wurzel direkt hervorgerufen; so wüsste ich nicht, wie man es erklären wollte, dass der grüne Spross der Pflanze, der doch unter derselben Einwirkung der Schwere steht, genau die entgegengesetzte Eigenschaft erhalten hat, nämlich die, grade in entgegengesetzter Richtung zu wachsen. Wurzel und Spross haben sich doch wohl erst mit der Fixirung der Pflanze im Boden von einander differenzirt, und erst dabei die spezifischen Eigenschaften der Wurzel und des Sprosses angenommen. Wie hätten sie das vermocht, wenn für beide die Schwerkraft direkte Ursache ihres positiven oder negativen Geotropismus

gewesen wäre? Und dazu kommt noch, dass nur die Hauptwurzel sich wirklich genau positiv geotropisch verhält, oder doch verhalten kann; die Nebenwurzeln stehen in bestimmtem Winkel schräg von der Hauptwurzel ab, wachsen also nicht in der Richtung auf den Erdmittelpunkt, und ebenso steht es mit den Nebensprossen; auch sie wachsen nicht genau senkrecht nach oben, sondern schräg nach den Seiten hin. Auch ist der Winkel, den die Nebenwurzeln mit der Hauptwurzel machen und die Nebensprossen mit dem Hauptspross bei verschiedenen Arten ganz verschieden. Wie sollen nun diese so ganz verschiedenen Reactionsweisen der verschiedenen Pflanzentheile auf den Reiz der Schwerkraft, auf direkter Wirkung dieser Kraft beruhen? Offenbar doch haben wir es hier mit Anpassungen zu thun. Die Hauptwurzel hat nicht deshalb die Eigenschaft erhalten, unter dem Reiz der Schwerkraft grade nach abwärts zu wachsen, weil diese Kraft Generation für Generation auf sie einwirkte, sondern weil diese Richtung der Wurzel die zweckmässigste war für die Pflanze und weil infolge dessen ein Züchtungsprocess sich einleitete, der damit endete, dass die Wurzel die Eigenschaft erhielt, auf den Reiz der Schwerkraft durch ein in der Richtung dieser Kraft erfolgendes Wachsen zu antworten. Für den Hauptspross war die umgekehrte Reactionsweise zweckmässig, und so wurde diese durch Selection festgestellt, für die Nebenwurzeln und Nebensprosse wieder eine andere u. s. w.

Jeder Pflanzentheil hat seine specifische Reactionsweise auf den Reiz der Schwerkraft erhalten, weil es so für die ganze Pflanze zweckmässig war, weil die Lage ihrer einzelnen Theile zu einander und zum Boden so fixirt und geregelt werden konnte. Schliesslich ist diese Reactionsweise eine verschiedene bei verschiedenen Arten geworden, weil eben verschiedene Lebensbedingungen auch verschiedene Einrichtungen erfordern.

Ganz dasselbe lässt sich vom Heliotropismus zeigen. Die Eigenschaft der grünen Sprossachsen, gegen das Licht hin zu wachsen, kann ebenfalls nicht eine Ureigenschaft der

Pflanze, sondern muss secundär entstanden sein. Wäre sie eine primäre, eine unentbehrliche Ureigenschaft der Pflanze, so könnte sie nicht in ihr Gegenteil verkehrt werden, die Wurzeln sind aber negativ heliotropisch, d. h. sie wachsen vom Lichte weg, ja es kommt auch vor, dass Sprossachsen negativ heliotropisch sind, und fragen wir, bei welcher Art von Sprossen dies vorkommt, so lautet die Antwort darauf: bei solchen, bei welchen es zweckmässig ist. So sind die Klettersprossachsen des Epheus negativ heliotropisch, d. h. sie wachsen vom Licht weg, weil dadurch „die Fähigkeit derselben, sich dicht an eine senkrechte Wand oder an eine horizontale Fläche anzuschmiegen“¹⁾, bedingt wird. Aber nur die Sprossaxe selbst ist negativ heliotropisch; die Blätter, welche an ihr hervorwachsen, wenden sich dem Lichte zu, und ebenso verhalten sich die nicht kletternden blüthentragenden Sprosse. Wir haben es also auch hier mit Anpassungen, nicht mit den Resultaten direkter Einwirkung zu thun; das Licht ist nur der Reiz, der den Pflanzentheil zu der ihm eigenthümlichen Reactionsweise anregt; die Ursache aber, warum er grade so reagirt und nicht anders, liegt in seiner specifischen Natur, und diese ist nicht durch das Licht gemacht worden, sondern, wie wir glauben müssen, durch Selectionsprozesse, falls wir nicht vorziehen, überhaupt keine Erklärung zweckmässiger Organisationsverhältnisse zu versuchen.

Sachs bezeichnet als Anisotropie die Thatsache, „dass die verschiedenen Organe einer Pflanze unter der Einwirkung derselben Kräfte die mannigfaltigsten Wachstumsrichtungen annehmen“, und an einer andern Stelle nennt er die Anisotropie „eine der allgemeinsten Eigenschaften der pflanzlichen Organisation“ und fährt fort: „es wäre sogar ganz unmöglich, uns irgend eine Vorstellung davon zu machen, wie die Pflanzen aussehen würden und leben könnten, wenn ihre verschiedenen Organe nicht anisotrop wären, und da ihre

¹⁾ Vergl. Sachs, „Vorlesungen“, S. 871.
Weismann, Ges. Schriften.

Anisotropie überhaupt nichts Anderes ist, als der Ausdruck ihrer verschiedenen Reizbarkeit für den Einfluss der Schwere, des Lichts“ u. s. w., „so leuchtet ein, dass es die verschiedene Reizbarkeit der Organe ist, aus welcher überhaupt die Gestaltung der Pflanzen entspringt“.

Diese spezifische „Reizbarkeit“ nun kann, wie gezeigt wurde, nicht durch direkte Wirkung der betreffenden äussern Einflüsse hervorgerufen worden sein, und für das Zustandekommen dieser „allgemeinsten Eigenschaft der pflanzlichen Organisation“ bleibt nur die Erklärung durch Anpassung, d. h. durch Selectionsprozesse, auf Grundlage der allgemeinen Variabilität übrig.

So einfach diese Schlussfolgerungen sind, so sind sie mir doch noch nirgends in den Schriften der Botaniker begegnet, und sie dürften vielleicht etwas dazu beitragen, die unbestimmte Meinung, als müssten die Eigenschaften der Pflanzen wesentlich auf direkte Wirkungen der äussern Einflüsse bezogen werden, zu erschüttern.

Jedenfalls ist diese Meinung, „nach welcher die active Gestalt der Pflanzen vielfach durch die allmälige und beständige Einwirkung von Schwere und Licht hervorgerufen sei, durch die Erscheinungen der Anisotropie nicht zu erweisen, und mit der blossen Behauptung, es sei „im höchsten Grad wahrscheinlich, dass die äussern Einflüsse zur Entstehung erblicher individueller Merkmale Veranlassung geben“, ist eben nur einer unbegründeten individuellen Meinung Ausdruck verliehen. Jedenfalls ist es sonderbar, eine solche Behauptung grade der Besprechung jener Fälle vom umgekehrten Thuja-Spross u. s. w. anzuschliessen. Denn angenommen, es sei die dorsoventrale Structur des Thuja-Sprosses wirklich — wie Detmer meint — eine direkte und primäre Folge der Lichtwirkung, so würde ja eben grade der Umkehrungsversuch zeigen, dass hier Nichts erblich geworden ist. Trotzdem seit Tausenden von Generationen immer wieder die Oberseite des Sprosses durch die Lichtwirkung sich zu Pallisaden-Parenchym ausbildete, wurde diese Structur dennoch nicht erblich, sondern

wird sofort wieder aufgegeben, sobald die Oberseite des wachsenden Sprosses künstlich zur Unterseite gemacht wird. Das scheint mir viel eher eine Widerlegung der Annahme, dass erworbene Eigenschaften erblich werden können, denn ein Beweis dafür zu sein!

Ich glaube hinlänglich gezeigt zu haben, dass der Vorwurf, den Detmer mir macht, nämlich die Grösse der Veränderung zu unterschätzen, welche ein Organismus durch die Einwirkung äusserer Verhältnisse erfahren kann, ihm selbst im umgekehrten Sinne mit mehr Recht zurückgegeben werden kann. Wenn man jedes Structurverhältniss einer Pflanze, welches nur unter bestimmten äussern Bedingungen eintritt, sonst aber ausbleibt, ohne Weiteres als in phyletischem Sinne verursacht durch diese nothwendigen Bedingungen seines Eintretens ansehen will, dann hat man freilich leichtes Spiel mit der Erklärung der Artumwandlungen, allein man fusst dabei auf losem Sand, denn die Grundlage fehlt: der Nachweis, dass erworbene Eigenschaften auch vererbt werden können!

Als zweite Instanz gegen meine Ansichten führt Detmer die sogenannten „Correlations-Erscheinungen“ bei Pflanzen ins Feld. Er glaubt damit anschaulich machen zu können, wie es etwa als möglich gedacht werden könne, dass erworbene Abänderungen des Pflanzenkörpers (Soma) auch auf „die Sexualzellen“ einwirken. Wenn man junge Fichten ihres Gipfels beraubt, so erhebt sich einer der Seitensprosse des nächsten Quirls und wird zum Gipfeltrieb und nimmt nicht nur den orthotropen Wuchs eines solchen, sondern auch die Form seiner Verzweigung an. Die Erscheinung selbst ist wohl bekannt und auch ich habe sie oft genug in meinem Garten beobachtet, ohne grade botanische Versuche zu machen. Denn die Natur selbst stellt dieses Experiment nicht selten dadurch an, dass der Gipfeltrieb durch Insektenfrass, z. B. durch Chermes-Gallen zerstört wird. Die Abänderung des Seitensprosses zum Gipfeltrieb tritt also hier in Folge des Verlustes des eigentlichen Gipfeltriebs ein, steht also in der

That in Abhängigkeit von ihr. Es ist nur schwer zu verstehen, was diese und tausend ähnliche Erscheinungen für die Vererbung erworbener Eigenschaften beweisen sollen. Dass Correlationen unter den Theilen eines Organismus bestehen, dass correlative Abänderungen nicht nur häufig, sondern beinahe immer irgend eine primäre Abänderung begleiten, weiss man seit Darwin ganz wohl, und es ist dies, so viel mir bekannt, noch von Niemand bezweifelt worden. Auch eine Beeinflussung der Fortpflanzungs-Organen auf dem Wege der Correlation wird Niemand als unmöglich hinstellen wollen, aber von hier bis zu einer derartigen Veränderung der Keimzellen, wie sie die Vererbung erworbener Eigenschaften mit sich brächte, ist noch ein weiter Weg. Denn dazu gehörte, dass das Keimplasma oder wie man sonst die Substanz nennen will, welche der Träger der Entwicklungstendenzen ist — eine der durch äussere Einflüsse erlittenen *correspondirende* Umwandlung erführe, d. h. eine Umwandlung, welche es mit sich brächte, dass der aus der Keimzelle später sich entwickelnde Organismus dieselbe Abänderung spontan an sich trüge, welche sein Aelter durch äussern Einfluss erworben hatte. Da nun das Keimplasma oder die Vererbungssubstanz nach allgemeiner heutiger Vorstellung nicht ein Organismus ist im Sinne eines mikroskopischen Urbildes, das sich nachher nur zu vergrössern hätte, um als fertiger Organismus dazustehen, da wir sogar bestimmt wissen, dass dem nicht so ist, so müssen also die gesammten Entwicklungstendenzen des Keims in der eigenthümlichen Zusammensetzung, gewissermaassen dem Aufbau aus kleinsten Theilchen, vielleicht auch in chemischen Eigenthümlichkeiten jenes Keimplasma gegeben sein. Daraus folgt aber, dass die für die Vererbung einer erworbenen Eigenschaft zu fordernde Abänderung der Keimsubstanz, des Keimplasmas von ganz anderer Natur sein müsste, als die Abänderung des Pflanzenkörpers war, durch welche sie auf correlativem Wege hervorgerufen worden sein müsste. Oder um ein Beispiel zu wählen: Gesetzt, es sei möglich, dass irgend eine Pflanze

durch Wechsel des Klimas die Gestalt ihrer bisher eiförmigen Blätter in eine gelappte änderte, so würde sich diese neue Erwerbung in das Keimplasma des Pollens und der Eichen nicht als irgend etwas Blättern oder Blattformen Aehnliches übertragen können, denn Blätter gibt es im Keimplasma nicht. Es würde vielmehr eine Veränderung in der Molekularstructur vor sich gehen müssen, die keinerlei Aehnlichkeit mit den Aenderungen hätte, durch welche die direkte Abänderung der Blattform entstanden war. Wenn man sich diese Schwierigkeit klar macht, so wird man doch etwas Bedenken tragen, aus der Möglichkeit einer correlativen Beeinflussung der Geschlechtszellen auf die Möglichkeit einer Vererbung erworbener Eigenschaften zu schliessen. Warum soll denn nun die direkte Veränderung der Blattform — falls sie überhaupt einen verändernden Einfluss auf das Keimplasma der Keimzellen ausübt — grade die correspondirende (in obigem Sinne) Abänderung der Molekularstructur hervorrufen? warum nicht eine ganz andere von den tausenderlei möglichen Veränderungen? Denn da jeder Teil einer Pflanze in irgend einem Grade variabel ist, so müssen auch ebenso viele Veränderungen in der Structur des Keimplasmas möglich sein. Wie also soll es denkbar sein, dass immer grade genau die correspondirende Veränderung eintritt, die doch vorher noch niemals in der ganzen phyletischen Entwicklung der Organismenwelt dagewesen sein kann, da die in der neuen Weise abgeänderte Pflanze noch niemals vorher da war? Dies wäre etwa ebenso wahrscheinlich, als dass von 100,000 aus dem Fenster geworfenen Stecknadeln eine am Boden angekommen auf der Spitze balancirend stehen bliebe. Eine solche Annahme verdient wohl kaum noch die Bezeichnung einer wissenschaftlichen Hypothese. Und doch müsste sie von allen jenen gemacht werden, die eine Vererbung erworbener Eigenschaften annehmen, falls sie nicht zu der mindestens ebenso unwahrscheinlichen Hypothese der „Pangenesi“ greifen wollen, welche übrigens Darwin selbst gar nicht als ein

reales, d. h. wirklich existirendes, sondern nur als ein rein formales Erklärungs-Princip aufgestellt hat.

Detmer irrt auch sehr, wenn er meint, ich verhielte mich deshalb ablehnend der theoretischen Zulässigkeit der Vererbung erworbener Eigenschaften gegenüber, weil ich meine „Lehre von der Continuität des Keimplasmas zu einseitig in den Vordergrund stellte“. Diese Lehre ist entweder richtig, oder sie ist falsch, ein Mittleres gibt es nicht, und insofern stehe ich allerdings auf einem einseitigen Standpunkt. Allein dies scheint mir für die Frage, ob erworbene Eigenschaften dem Keim sich einprägen, also vererbt werden können, gar nicht entscheidend zu sein; denn gesetzt, es bestände keine Continuität des Keimplasmas von einer Generation zur andern, es müsste dasselbe also von jedem Individuum neu gebildet werden, so wäre damit gewiss noch nicht selbstverständlich, dass dasselbe jede Abänderung, welche der betreffende Organismus im Laufe seines Lebens an irgend einem Punkt durch äussere Einwirkungen annimmt, potentia in sich aufnehmen und also in sich enthalten müsste! Ich meine, das Problem, ob erworbene Eigenschaften vererbt werden können, bleibt bestehen, mag man die Continuität des Keimplasmas annehmen oder verwerfen.

Ich schreite zur Analyse der letzten Gruppe von Erscheinungen, welche Detmer zu Gunsten einer Vererbung erworbener Eigenschaften vorbringt. Er legt mir zur Last, „die Thatsachen, welche über die merkwürdigen Nachwirkungerscheinungen bei Pflanzen bekannt sind, in keiner Weise bei der Untersuchung des Problems der Vererbung verwerthet zu haben, obgleich diese Thatsachen von sehr grosser Wichtigkeit erscheinen“. Diese „Nachwirkungen“ sind unter andern folgende.

Werden kräftige, im Freien gewachsene Exemplare der Sonnenblume decapitirt und dann ins Dunkle gestellt, nachdem man die Stümpfe mit einem Steigrohr verbunden hat, so zeigt sich, dass der Saftausfluss, der jetzt aus dem Stammende stattfindet, nicht gleichmässig erfolgt, sondern periodische

Schwankungen einhält, Nachmittags am stärksten, Morgens früh am schwächsten ist. Die Ursache nun der täglichen Periodicität dieses Ausflusses liegt in dem periodischen Wechsel der Lichteinwirkung, denen die Pflanze ausgesetzt war, bevor sie zum Experiment verwendet wurde. Gänzlich im Dunkeln erwachsene Pflanzen zeigen zwar auch einen Saftausfluss, aber keine Periodicität desselben.

Ein zweiter Fall! „Es ist eine bekannte Thatsache, dass Dunkelheit beschleunigend auf das Wachsthum der Pflanzen einwirkt, während Beleuchtung dasselbe verlangsamt“. Pflanzen wachsen also im Allgemeinen bei Nacht stärker, als bei Tage. Werden nun Pflanzen aus dem Freien „in constante Finsterniss“ gebracht, so verschwindet nicht sofort diese Periodicität des Wachstums, sondern hält „im Gegentheil oft noch lange Zeit hindurch als Nachwirkungserscheinung“ an.

Auch das Oeffnen und Schliessen der Blätter von *Mimosa pudica* findet unter natürlichen Verhältnissen periodisch statt, und zwar derart, dass sie sich mit Eintreten der Dunkelheit schliessen. Diese Periodicität hat ihren Grund in dem Wechsel der Lichteinwirkung. Bringt man nun solche Pflanzen in constante Finsterniss, so dauert das periodische Oeffnen und Schliessen der Blätter noch mehrere Tage lang fort.

Alles dies ist nun gewiss sehr interessant, und beweist, dass periodisch eintretende Reize, die ein Pflanzen-Individuum treffen, periodisch ablaufende Processe in ihm hervorrufen, die nicht sofort wieder zum Stillstand kommen, wenn die Periodicität des Reizes aufhört, sondern sich erst langsam und allmählig in ein gleichmässiges Tempo umwandeln. Man wird aber mit Recht fragen, was nun eigentlich diese Thatsachen mit der Vererbung erworbener Eigenschaften zu thun haben? Alle diese durch äussere Einwirkungen hervorgerufenen Eigentümlichkeiten sind auf das Individuum beschränkt geblieben, in dem sie hervorgerufen wurden; die meisten verschwinden sogar sehr rasch wieder, lange vor dem Tode des Individuums, in keinem einzigen Fall ist die betreffende Eigenthümlichkeit zu einer ererbten geworden. Obgleich die Sonnenblumen

schon seit Jahrtausenden in jeder Generation von neuem wieder dem täglichen Wechsel von Licht und Finsterniss ausgesetzt waren, ist die Periodicität der Säfteströmung dennoch keine erbliche Eigenschaft der Art geworden; sie bleibt aus, wenn die Pflanze im Dunkeln erzogen wird, und bei *Mimosa pudica* kann man, wie Detmer selbst anführt, die Perioden des Schliessens und Oeffnens der Blätter gradezu umkehren, wenn man sie, wie Pfeffer es that, längere Zeit hindurch bei Tage im Finstern hält, bei Nacht aber beleuchtet. Also auch hier liegt ein Beweis dafür vor, dass Einflüsse, die Tausende von Generationen hindurch eingewirkt haben, keinerlei Eindruck im Keimplasma hinterlassen haben.

Detmer selbst gibt das auch zu, indem er sagt: „Freilich spielen sich die Nachwirkungen nur im individuellen Leben eines Organismus ab“, aber nichtsdestoweniger „hegt er seit vielen Jahren die Ueberzeugung, dass die Vererbungs- und Nachwirkungsphänomene nur graduell, nicht aber dem Wesen nach verschieden sind“. Ja er sagt gradezu, dass trotz der augenfälligen Nichtvererbung dieser Nachwirkungserscheinungen „die Wesensgleichheit der Nachwirkungs- und der Vererbungserscheinungen dem aufmerksamen Beobachter nicht entgehen kann“.

Mir will scheinen, dass es sich hier nicht um den Beobachter handelt, denn die Beobachtungen liegen ja vor, sondern um den Denker, und dass es kein richtiger Gedankengang ist, daraus, dass durch gewisse periodische Einwirkungen auf eine einzelne Pflanze periodische physiologische Prozesse entstehen, die beim Aufhören der veranlassenden Ursachen noch eine Zeit hindurch anhalten, auf eine Wesensgleichheit dieser Nachwirkungen mit der Vererbung zu schliessen. Ebenso gut könnte man aus dem allmäligen Abschwingen eines Pendels, der durch den Finger angestossen wurde, auf eine Wesensgleichheit dieser Nachwirkungen des Fingeranstosses mit der Vererbung schliessen. In der That ist auch allen diesen Erscheinungen eines gemeinsam: eine der Zeit nach

zurückliegende, im Augenblicke der Erscheinung nicht mehr direkt erkennbare Ursache. Das ist aber auch die ganze Aehnlichkeit; im Uebrigen beruht diese geahnte „Wesensgleichheit“ auf einem recht unklaren, im schlechten Sinn naturphilosophischen Traumbild. Ja, die Aehnlichkeit ist sogar noch beschränkter, indem die Nachwirkungserscheinungen grade wie die Pendelschwingungen mit dem Aufhören des Anstosses allmählig ausklingen, während die Vererbungserscheinungen unausgesetzt fort dauern. Die physiologischen Nachwirkungen unterscheiden sich in Bezug auf Vererbung in nichts von allen andern erworbenen Eigenschaften, die wir kennen und die wir als morphologische Abänderungen wahrnehmen: sie werden nicht vererbt. Dem gegenüber kann ein so vages Analogienspiel nicht in Betracht kommen, welches daraus, dass es Nachwirkungserscheinungen gibt, schliessen möchte, dass auch die Vererbung nur eine Nachwirkungserscheinung der in den Aeltern vorgegangenen Prozesse ist; denn das ist offenbar des Pudels Kern.

Detmer überträgt zum Schluss seine aus den Nachwirkungserscheinungen gewonnenen Vorstellungen auf bestimmte Erscheinungen im normalen Leben der Pflanzen, indem er einen Hinweis auf den periodischen Laubwechsel unserer Bäume und Sträucher folgen lässt, der nach seiner Meinung durch direkte Wirkung des Klimas hervorgerufen sein muss. „Werden mit Winterknospen besetzte Zweige im Herbst abgeschnitten, mit ihrer Basis in Wasser gestellt und ins Warmhaus gebracht, so entfalten sich die Knospen nicht alsbald, sondern es vergehen oft Monate, bis sie austreiben. Daraus geht hervor, dass die Jahresperiode der Gewächse heute keineswegs mehr in unmittelbarer Abhängigkeit von äussern Verhältnissen steht. Diese letztern indicirten die Jahresperiode freilich einmal, aber allmählig wurde sie durch Nachwirkungen und Vererbung (!) mehr und mehr im Organismus fixirt und ist daher jetzt nicht mehr ohne Weiteres zum Verschwinden zu bringen. Dies kann aber ganz allmählig und unter der Einwirkung veränderter klima-

tischer Verhältnisse geschehen. Einen Beweis liefert z. B. der Umstand, dass unsere Kirsche auf Ceylon zu einem immergrünen Baum geworden ist.“

So weit Detmer. Man wird mit ihm übereinstimmen darin, dass der periodische Laubwechsel durch den periodischen Wechsel von Sommer und Winter, wie er in gemässigten Klimaten eintritt, hervorgerufen wurde. Dies ist unzweifelhaft, und ebenso unzweifelhaft ist es, dass hier eine erblich fixirte Eigenschaft vorliegt. Aber wo ist der Beweis, dass diese erbliche Eigenschaft durch direkte Einwirkung des Klimas, der Kälte im Winter, der Wärme im Sommer hervorgerufen worden ist? Welches Recht hat man, die erbliche Fixirung dieser Eigenschaft als „Nachwirkung“ des die frühern Generationen direkt beeinflussenden Temperaturwechsels zu betrachten? Liegt er etwa darin, dass, wie wir gesehen haben, keine der als Nachwirkung wirklich constatirten Erscheinungen erblich geworden ist?

Mir scheint, dass grade mit dem periodischen Laubwechsel unserer Bäume Einrichtungen verbunden sind, die bestimmt darauf hinweisen, dass Naturzüchtung mit im Spiele ist. Oder sollte sich Detmer vorstellen, dass die charakteristischen schützenden Hüllen, die braunen Schuppen der Winterknospen, durch direkte Wirkung der Kälte entstanden sind? Wenn nun aber diese in ihrem anatomischen Bau eigenartigen Knospen auf indirekte und nicht auf direkte Wirkung des Klimas zu beziehen sind, sollte es da so sehr unwahrscheinlich sein, dass auch die physiologische Eigenthümlichkeit dieser Knospen, mehrere Monate hindurch latent zu bleiben, sich gleichzeitig mit dem Bau durch Selectionsprozesse herausgebildet habe? Und nun wissen wir zugleich, warum diese Eigenthümlichkeit erblich geworden ist; denn Selection arbeitet mit Keimesvariationen und diese übertragen sich von einer Generation auf die andere mit dem Keimplasma, dem sie angehören.

Aber Detmer sucht auch den umgekehrten Beweis zu führen, den nämlich, dass der erblich gewordene Laubwechsel

wieder aufgegeben wird unter längerer „Einwirkung veränderter klimatischer Verhältnisse“. Freilich ist sein ganzer Beweis der oben citirte Satz von „unserer Kirsche, welche auf Ceylon zu einem immergrünen Baum geworden ist“. Ich weiss nicht, woher diese Angabe stammt. Wenn wirklich unser Kirschbaum, aus Samen gezogen und durch Samen mehrere Generationen hindurch fortgepflanzt, „allmählig“, also nicht schon in der ersten Generation, immergrün wurde, d. h. seine Blätter im Herbst behielt und keine latent bleibenden Winterknospen mehr bildete, dann freilich wäre die Vererbung erworbener Eigenschaften kaum noch zu bezweifeln. Ich bin nun freilich kein Botaniker, aber soviel ich weiss, geht nur die wilde Kirsche aus Samen hervor, die essbare domesticirte Kirsche wird durch Pfropfreiser fort gepflanzt. Pfropfreiser aber sind Theile des Soma eines bereits vorhandenen Baumes, und bei Vermehrung durch Pfropfreiser hat man es nicht mit Generationen zu thun, die aufeinander folgen, sondern mit einem und demselben successive auf viele Wildstämme vertheilten Individuum. Dass aber ein und dasselbe Individuum im Laufe seines Lebens mehr und mehr durch direkte Wirkung äusserer Einwirkungen verändert werden kann, unterliegt keinem Zweifel. Zweifelhaft ist nur, dass solche Veränderungen durch die Keimzellen vererbt werden können. Sollten aber die Engländer in Ceylon, wie ich vermuthe, keine wilden Kirschen, sondern zahme Cultursorten essen wollen, so haben die dortigen fruchttragenden Kirschbaumäste den Weg durch die Keimzellen und das Keimplasma gar nicht durchgemacht, und nichts steht dem im Wege, dass ihre anatomischen und physiologischen Eigenschaften mit der Zeit durch direkten Einfluss des Klimas sollten verändert werden können.

Der so leicht hingeworfene Satz von der Ceylon-Kirsche dürfte deshalb wohl schwerlich als ein Beweis angenommen werden für eine so folgenschwere Annahme, wie die von der Vererbung erworbener Eigenschaften.

Während nun sämmtliche von Detmer vorgebrachte

Thatsachen nicht das beweisen, was sie beweisen sollten, hat ein anderer Botaniker, der durch seine langjährigen Versuche über Variation wohlbekannte Professor Hoffmann in Marburg, kürzlich andere Thatsachen aus botanischem Gebiet für eine Vererbung erworbener Eigenschaften geltend gemacht, welche zwar wohl beweisend sind für das, was er „erworben“ nennt, welche aber dennoch schwerlich etwas ändern werden an dem heutigen Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften.

In einer kurzen Notiz vom 1. Januar 1888 theilt der Verfasser in diesem Blatte¹⁾ mit, dass es mittelst „dürftiger Ernährung“ gelinge, den Blütenbau zu ändern und dass diese Abänderungen nachweisbar mehr oder minder erblich seien.

Die ausführliche Darlegung der Versuche findet sich in mehreren Nummern der botanischen Zeitung (1887, S. 773), und dort ist das Endergebniss in folgender Weise formulirt. „Es geht aus diesen Versuchen mit Sicherheit hervor: 1. dass durch ungenügende Ernährung bedeutende morphologische Aenderungen (und zwar qualitative Variationen) erworben werden können, und zwar zunächst im Sexualapparat (der Blüthe); 2. dass die vom Individuum „passant“ (Weismann)²⁾ erworbenen Eigenschaften vererbt werden können.“

Die Erfahrungen, auf welche Hoffmann diese Sätze gründet, sind Versuche, welche mit verschiedenen Pflanzen angestellt wurden, um zu sehen, unter welcher Veränderung der Lebensbedingungen abnorme Blütenbildung, überhaupt

¹⁾ Vergl. Biol. Centralblatt, Bd. VII, Nr. 21.

²⁾ Den Ausdruck „passante“ Eigenschaften habe ich als gleichbedeutend mit „erworbenen“ gebraucht, um damit auszudrücken, dass sie gewissermaassen nur vorübergehend auftreten und mit dem Individuum wieder verschwinden. Da die Eigenschaften, von welchen Hoffmann hier spricht, vererbt werden, so passt auf sie der Ausdruck nicht; es wird sich aber im Laufe dieser Auseinandersetzung ergeben, dass sie überhaupt keine „erworbenen“ im Sinne der Descenztheorie sind.

Variationen, am häufigsten auftreten, kurz in wie weit Variationen von Aenderung der Bedingungen hervorgerufen werden.

Die Absicht des Verfassers war offenbar nicht von vornherein auf die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften gerichtet, seine Versuche sind ja auch viel älteren Datums als diese Frage in ihrer heutigen Fassung und Bedeutung; es sind das vielmehr nachträglich in seine Untersuchungen hineingetragene Gesichtspunkte, woraus sich denn die nicht immer genügende Schärfe der Beweise, z. B. grade in Bezug auf den Punkt der Vererbbarkeit der erzielten Abänderungen, verstehen lässt. Grade darauf kommt indess hier wenig an, da ich die Richtigkeit dieser Annahme nicht in Frage zu stellen brauche.

Die bezüglichen Versuche selbst nun sind im Wesentlichen die folgenden.

Verschiedene Pflanzen von normalem Blütenbau wurden eine Reihe von Generationen hindurch stark veränderten Lebensbedingungen ausgesetzt; sie wurden z. B. als sogenannte „Dichtsaat“ in kleinen Töpfen aufgezogen, wobei die Pflanzen sich natürlich gegenseitig in der Nahrung beschränken, also dürftig ernährt werden. Bei dieser Behandlung zeigte sich nun bei einigen Arten im Laufe der Generationen mehr oder weniger häufig eine Anzahl von atypischen, d. h. in diesem Fall gefüllten Blüten; nicht immer zwar, denn bei der Levkoje *Matthyola annua* und bei *Helianthemum polifolium* erschienen keine gefüllten Blüten. Bei andern Arten, wie z. B. bei *Nigella damascena*, *Papaver alpinum*, *Tagetes patula* erschienen sie, und häufig so, dass ihre Anzahl im Laufe der Generationen zunahm, wenn auch keineswegs constant. So z. B. ergab Dichtsaat bei einer Reihe von 4 Generationen von *Nigella damascena*:

1883: keine gefüllte Blüten,

1884: keine gefüllte Blüten,

1885: 23 typische und 6 gefüllte Blüten, also das Verhältniss von 100 : 25,

1886: 10 typische und 1 gefüllte Blüthe, also wie 100 : 10.

Nicht immer blieb eine gewisse Zahl der gefüllten Blüten dauernd erhalten, in manchen Fällen verschwanden sie vollständig wieder. So bei *Papaver albinum*, welches Hoffmann schon seit 1862 — soviel ich ersehe — in ununterbrochener Generationsfolge cultivirt und bei welchem sich schon 1882 „eine geringe Variabilität der Blattform, eine grössere der Blütenfarben“ eingestellt hatte. „Die Füllung der Blüten schien durch dürftige Ernährung (Dichtsaat) begünstigt zu werden.“ Von 1882—1886 wurden diese Versuche nun weiter fortgesetzt, und sie bestätigten das schon vorher gewonnene Resultat, ergaben aber folgendes Verhältniss der normalen zu den gefüllten Blüten:

Versuch XI:	1881	wie	100 : 40,
	1882	„	100 : 4,
	1883	„	100 : 5,3.
Versuch XVII:	1884	„	100 : 13,
	1885	„	100 : 0,
	1886	„	100 : 0.

Trotzdem nun in dieser und andern Generationsfolgen die gefüllten Blüten grade in den spätesten Generationen wieder verschwinden, so kann es doch wohl keinem Zweifel unterliegen, dass sie in Folge der abnormen Ernährungsbedingungen aufgetreten sind. Daran ändert auch die Thatsache nichts, dass gefüllte Blüten auch bei Culturen im freien Gartenland auftraten und nicht so sehr viel seltener. Bei Dichtsaat wurden 2879 typische Blüten auf 256 atypische, meist gefüllte, gezählt, bei Freilandsaat 867 typische auf 62 atypische; im ersten Falle also das Verhältniss von 100 : 8,8, im zweiten das von 100 : 7. Hoffmann will nun allerdings diese Rechnung nicht gelten lassen, da bei den Freilandsaaten „die Samen zum Theil von gefüllten Blüten stammten und starke Vererbung stattfindet“, allein diese Annahme einer starken Vererbung geht aus seinen Versuchen nicht hervor.

Sein Versuch XVIII mit *Papaver alpinum* lautet z. B.: „Samen von gefüllten Blüten, von Versuch XI, 1883 lieferten

bei Topfsaat Pflanzen, welche 1884—1886 nur 53 einfache Blüten brachten, keine gefüllte!“, also das Verhältniss von 100 : 0.

Der Gegenversuch XIX: „Samen von einfachen Blüten verschiedener Plantagen lieferten bei Topfsaat Pflanzen, welche 1885 und 1886 43 Blüten brachten, die bis auf eine sämtlich typisch“ waren. Dieselben Samen gaben im Freiland 166 einfache und 5 gefüllte Blüten! Allerdings findet man bei Hoffmann auch Versuche, in denen Samen von gefüllten Blüten wieder eine Anzahl gefüllte Blüten lieferten, so z. B. Versuch XXI mit *Papaver alpinum*. Hier lieferten „Samen aus gefüllten Blumen, ins freie Land gesäet, zahlreiche Pflanzen, welche 1885 und 1886 284 einfache Blüten brachten und 21 gefüllte, also 100 : 7“.

Man sieht, die Vererbung ist keineswegs über allen Zweifel erhaben nachgewiesen, denn wer könnte sagen, wie viele dieser im letzten Versuch erzielten gefüllten Blumen auf Vererbung beruhen, wie viele auf der Wirkung der veränderten Bedingungen? Ich selbst zweifle nun allerdings gar nicht daran, dass Vererbung hier mit im Spiele ist, ja, ich könnte mir ohne diese Annahme die ganzen Erscheinungen gar nicht zurecht legen. Damit ist aber keineswegs die Vererbung erworbener Eigenschaften zugegeben, denn die hier eingetretenen Veränderungen sind keine „erworbenen“ in meinem Sinn und in dem Sinn der Descendenztheorie überhaupt! Man kann sie ja so nennen, allein es kommt doch hier nicht auf einen schalen Wortstreit an, sondern auf die Entscheidung einer tiefgreifenden wissenschaftlichen Frage. Es handelt sich darum, zu wissen, ob Veränderungen des Körpers (Soma, im Gegensatz zu den Keimzellen), welche durch direkte Wirkung äusserer Einflüsse, inclusive Gebrauch und Nichtgebrauch, hervorgerufen worden sind, vererbt werden können; ob sie die Keimzellen derart beeinflussen können, dass diese in der nächsten Generation die betreffende Abänderung spontan hervorbringen. Das ist die Frage, die hier zu beantworten ist und deren Beantwortung,

wie oben gezeigt wurde, darüber entscheidet, ob das Lamarck'sche Umwandlungsprincip beibehalten werden darf, oder aufgegeben werden muss.

Ich habe niemals bezweifelt, dass Abänderungen, welche auf einer Abänderung des Keimplasmas, also der Fortpflanzungszellen, beruhen, vererbt werden, vielmehr habe ich grade stets betont, dass sie und nur sie vererbt werden müssen. Wer das Gegentheil behauptet, der kennt meine Arbeiten nicht. Wie soll denn auch schliesslich die Umwandlung der Arten zu Stande kommen, wenn das Keimplasma nicht verändert werden und diese Veränderungen nicht auf die folgende Generation vererbt werden können? Und was Anderes soll denn das Keimplasma verändern, als äussere Einwirkungen im weitesten Sinne des Wortes? Es sei denn, man nehme mit Nägeli eine Veränderung aus inneren Ursachen an, d. h. man stelle sich vor, dass die phyletische Entwicklung der Organismenwelt in der Molekularstructur des ersten und einfachen Organismus schon der Art vorgezeichnet war, dass alle andern Formen im Laufe der Erdgeschichte daraus hervorgehen mussten, und auch dann daraus hervorgegangen sein würden, wenn keinerlei neue Lebensbedingungen aufgetreten wären. Das ist Nägeli's Ansicht, die ich seit Jahren bekämpft habe.

Wenn man nun Abänderungen des Soma, welche wie spontan auftretende Abnormitäten auf einer vorherigen Abänderung des Keimplasmas beruhen müssen, ebenfalls „erworbene“ nennt, so hat man es freilich leicht, nachzuweisen, dass erworbene Eigenschaften vererbt werden, aber man bringt damit die Wissenschaft um keinen Schritt vorwärts¹⁾, sondern

¹⁾ Vergl. die Schrift von J. Orth, „Ueber die Entstehung und Vererbung individueller Eigenschaften“. Leipzig 1887. Der Verfasser erklärt seltsamer Weise meinen Satz von der Nichtvererbung erworbener Eigenschaften für unrichtig, weil er selbst darauf beharrt, auch die aus spontaner Keimesänderung hervorgegangenen Abänderungen als „erworbene“ zu bezeichnen, wenn auch als „indirekt“ erworbene. Derselbe Autor macht mir den Vorwurf, „die beiden Arten von Erwerbung neuer Eigen-

man stiftete nur Verwirrung. Niemand hat meines Wissens jemals bezweifelt, dass spontan auftretende Abänderungen, wie sechste Finger und Zehen, graue Haarlocken inmitten braunen Haares, Muttermaler u. s. w. vererbt werden können. Allerdings ist es richtig, dass man auf sie in pathologischen Werken ebenfalls zuweilen den Ausdruck „erworben“ angewandt hat. Aber schon His hat mit vollem Recht gemeint, man solle den Ausdruck in diesem „offenbar uneigentlichen“ Sinn der Klarheit halber lieber vermeiden. Wenn man jede neu auftretende Eigenschaft als „erworbene“ bezeichnen will, so verliert das Wort einfach seinen wissenschaftlichen Werth, der eben in dem eingeschränkten Gebrauch desselben liegt; es bedeutet dann nichts mehr, als das Wort neu. Neue Eigenschaften können aber auf verschiedene Weise entstehen, durch künstliche oder natürliche Züchtung, durch spontane Keimes-Variation, oder aber durch direkte Einwirkung äusserer Einflüsse (inclusive die Functionirung) auf den Körper. Nimmt man die Vererbung der letztern an, so ist dafür „die Annahme verwickelter Beziehungen der Organe zum Keimstoff erforderlich“ (His), während die beiden andern Arten der Veränderung der Theorie keinerlei Schwierigkeiten bereiten. Es besteht

schaften des Körpers nicht genügend und scharf genug auseinander gehalten“ zu haben, resp. die letztere Art (d. h. die Abänderungen aus Variation des Keimes) einfach unberücksichtigt gelassen zu haben. Dabei citirt er auf derselben Seite meinen Satz: „Jede Veränderung der Keimsubstanz selbst, mag sie entstanden sein, wie sie wolle, muss — eben durch die Continuität des Keimplasmas auf die folgende Generation übertragen und somit auch die Veränderungen des Soma, welche aus ihr hervorgehen, auf die folgende Generation vererbt werden.“ Aus diesem Satz „folgt“ doch wohl nicht erst, wie Orth sich ausdrückt, „unweigerlich, dass indirekt erworbene Eigenschaften vererbt werden können“, sondern das heisst er, falls man übereinkommt, spontane Abänderungen „indirekt erworbene“ zu nennen! Wie man überhaupt die seit Virchow's Eingreifen in diese Fragen entstandene Begriffsverwirrung mir in die Schuhe schieben kann, ist mir unbegreiflich von Jemand, der die Vorgänge auf der Strassburger Naturforscher-Versammlung vom Jahre 1885 kennt und citirt.

also offenbar in Beziehung auf Vererbung eine weite Kluft zwischen diesen beiden Gruppen von Abänderungen, ganz abgesehen davon, ob wir im Recht sind, die wir die Nichtvererbbarkeit erworbener Abänderungen vertreten, oder jene, die sie aufrechterhalten möchten. In jedem Falle ist es notwendig, bestimmte, nicht misszuverstehende Bezeichnungen zu haben. His schlug seiner Zeit vor¹⁾, die durch Züchtung entstandenen Abänderungen als „erzüchtete“ zu bezeichnen, die spontan auftretenden als „eingesprenkte“, und diesen beiden würden dann also die „erworbenen“ in unserem Sinn gegenüberstehen. Die Wissenschaft hat sich von jeher das Recht zugesprochen, aus dem Wortschatz der Sprache einzelne Ausdrücke herauszunehmen und sie in einem ganz spezifischen Sinn zu gebrauchen, und ich wüsste nicht, warum sie sich dieses Rechtes bei dem Ausdruck „erworben“ begeben sollte. Uebrigens scheint doch auch auf dem Gebiete der pathologischen Anatomie der Ausdruck nicht immer in dem vagen Sinne gebraucht worden zu sein, wie ihn Virchow und Orth jetzt geltend machen, da hervorragende Forscher auf diesem Gebiete wie Weigert und Ernst Ziegler ihn genau in demselben Sinne anwenden, in dem Darwin, du Bois-Reymond, Pflüger, His und so manche andere, unter ihnen auch ich selbst, ihn angewandt haben.

Es kommt darauf an, einen Ausdruck zu haben, der die beiden Hauptkategorien von Abänderungen scharf bezeichnet, nämlich die primären Abänderungen des Körpers und die secundären, d. h. diejenigen, die die Folge einer Keimesvariation sind, mag diese entstanden sein, wie sie wolle. Nur die erstern haben wir bisher „erworbene“ genannt, man könnte sie aber auch „somatogene“ nennen, weil sie auf der Reaction des Soma gegen äussere Einwirkungen beruhen, und könnte ihnen alle andern als „blastogene“, d. h. aus Keimes-Abänderung hervorgegangene Abänderungen des Körpers gegenüberstellen. Auf diese Weise würde jedes Miss-

¹⁾ His, „Unsere Körperform“. Leipzig 1874. S. 58.

verstehen ausgeschlossen. Nur von den somatogenen Abänderungen wird behauptet, dass sie nicht vererbt werden können, oder vielmehr wird von denjenigen, welche ihre Vererbbarkeit behaupten, ein Beweis dafür gefordert. Zu ihnen gehören ausser Verstümmelungen noch alle solche Abänderungen, welche direkte Folge einer gesteigerten oder verminderten Functionirung sind, sowie diejenigen, die direkte Folge veränderter Ernährung oder sonstiger äusserer Einflüsse auf den Körper sind. Zu den blastogenen Abänderungen aber sind nicht nur die durch Selection auf Grundlage von Keimesabänderungen erfolgten zu rechnen, sondern alle Abänderungen, die Folge einer Keimplasma-Abänderung sein müssen.

Fragen wir nun, in welche der beiden Hauptkategorien die besprochenen Hoffmann'schen Fälle gehören, so scheint es mir nicht zweifelhaft zu sein, dass es sich bei ihnen allen nicht um solche Abänderungen handelt, welche in der Descendenztheorie bisher als „erworbene“ bezeichnet wurden, also nicht um „somatogene“, sondern um „blastogene“ Abänderungen. Nicht der Körper der Pflanze, das Soma, ist in Hoffmann's Versuchen direkt durch die äussern Einflüsse verändert worden, sondern das Keimplasma der Keimzellen, und dieses hat dann erst in den folgenden Generationen auch Abänderungen des Somas hervorgerufen.

Der Beweis dafür ist aus den Hoffmann'schen Versuchen ohne Schwierigkeit herauszulesen. Er liegt vor Allem darin, dass in keinem der zahlreichen Versuche die Abänderung schon in der ersten Generation auftrat. Samen von normal blühenden, wilden Pflanzen verschiedener Arten wurden in Gartenland, oder gar in Töpfen unter Dichtsaat zur Entwicklung gebracht, aber keine von allen aus diesen wilden Samen erzielten Pflanzen trug eine einzige gefüllte Blume! Erst im Laufe mehrerer oft zahlreicher Generationen traten einzelne, oder zahlreichere gefüllte Blüten, zuweilen auch Abänderungen der

Blätter oder der Blütenfarbe auf. Diese Thatsache lässt nur die eine Erklärung zu, dass die veränderten Bedingungen zunächst nur unsichtbare Veränderungen im Idioplasma der einzelnen Pflanze hervorriefen, die aber auf die folgende Generation übertragen wurden; dass in dieser letztern dieselben Abänderungsursachen noch weiter einwirkten und die unsichtbare Veränderung des Idioplasmas steigerten; dass auch diese gesteigerte Veränderung sich auf die folgende Generation übertrug, und dass so von Generation zu Generation sich das Idioplasma stärker veränderte, bis zuletzt die Veränderung gross genug war, um eine sichtbare Abänderung des Soma, z. B. eine gefüllte Blüthe hervorzurufen. Da nun kein anderes Idioplasma von einer Generation auf die andere übergeht, als die erste ontogenetische Stufe desselben, d. h. das Keimplasma, so muss es also das Keimplasma gewesen sein, welches durch die veränderten Lebensbedingungen verändert wurde und zwar so lange, bis die Veränderung hinreichte, um eine für uns sichtbare Veränderung des Soma, sei es an der Blüthe oder dem Blatt, hervorzurufen¹⁾.

Hoffmann führt ausser diesen Fällen noch einige Thatsachen etwas verschiedener Art an. Es gelang ihm, die wilde „gelbe Rübe“ *Daucus Carota* durch Kultur im Garten und veränderte Ernährung im Bau ihrer Wurzel bedeutend zu verändern, und auch diese Veränderungen erwiesen sich als erblich.

Leider fehlt mir augenblicklich die botanische Litteratur,

¹⁾ Vergl. die Darlegungen Nägeli's in seiner „Theorie der Abstammungslehre“ über diesen Punkt. Auch er schliesst aus ähnlichen Thatsachen auf eine durch äussere Einwirkungen hervorgerufene, zunächst unsichtbare Veränderung des Idioplasmas, die sich erst im Laufe der Generationen so weit steigert, um nun auch Veränderungen sichtbarer Art an der Pflanze hervorzurufen. Nur die weitere Consequenz, dass diese Veränderungen das Keimplasma allein treffen, zieht er nicht, weil er den Gegensatz von somatischem und germinativem Idioplasma nicht kennt.

und ich bin ausser Stande, diese ältern Versuche in extenso nachzulesen; allein auch hier handelt es sich offenbar um eine Abänderung, die erst nach Generationen sichtbar begann, also um eine Abänderung des Keimplasmas.

Ganz entsprechende Fälle sind schon lange bekannt. So die Geschichte des Garten-Stiefmütterchens, welches Hoffmann interessanter Weise von neuem aus der wilden Form, *Viola tricolor*, erzeugt hat und zwar im Laufe von 18 Jahren. Darwin sagt schon in seinem Werk über das Variiren im Zustand der Domestication, dass beim Stiefmütterchen und bei allen andern „veredelten“ Blumen unserer Gärten die wilde, in den Garten verpflanzte Form immer zuerst viele Generationen hindurch unverändert blieb, scheinbar unbeeinflusst von den neuen Lebensbedingungen, dass dann aber einzelne Variationen auftraten, die die Gärtner nur durch Auslese und geschickte Kreuzungen zu einer besonders gefärbten und sonst ausgezeichneten Rasse heranzogen.

Also auch hier ist Veränderung des Keimplasmas das Primäre, und von erworbenen Abänderungen im Sinne der Descendenztheorie kann keine Rede sein.

Die letzte botanische Thatsache, welche Hoffmann für Vererbung erworbener Eigenschaften anführt, ist die, dass Pflanzen von *Solidago Virgaurea*, welche aus den Walliser Alpen stammten, im botanischen Garten von Giessen eine „Aufblühezeit einhielten, welche um mehrere Wochen verschieden war von jener der daneben gepflanzten Exemplare aus der Umgegend von Giessen“. Mit andern Worten: die Aufblühezeit der alpinen *Solidago* war erblich fixiert, und obgleich die äussern Bedingungen ein gleichzeitiges Aufblühen mit der Giessener Form erlaubt hätte, trat dies doch nicht ein.

Was folgt nun aber daraus? Nach Hoffmann natürlich, dass direkt erworbene Eigenschaften vererbt werden. Das setzt aber voraus, dass die Fixirung der Blüthezeit eine direkt erworbene Eigenschaft sei, und in der That scheint Hoffmann dieser Ansicht zu sein, wenn er — allerdings etwas unbestimmt — sagt, die Aufblühezeit sei „durch Accomodation

— also klimatisch — während einer langen Reihe von Generationen erworben und erblich geworden“. Allein was heisst „Accomodation?“ Vermuthlich dasselbe, was man seit Darwin gewöhnlich „Anpassung“ nennt, d. h. eine zweckmässige, den Verhältnissen angepasste Einrichtung. Das Zustandekommen solcher Anpassungen denkt man sich bekanntlich nach Darwin bewirkt durch Selectionsprozesse; Hoffmann denkt es sich vielleicht in anderer Weise entstanden, nämlich mit Nägeli durch „direkte Bewirkung“, d. h. durch die äussern Einflüsse direkt hervorgerufen.

In der That wäre auch die Fixirung der Blüthezeit eine Anpassung, welche man sich formell ganz gut als auf den direkten Einfluss der äussern Bedingungen beruhend erklären könnte. Es fragt sich nur, ob diese Erklärung die richtige ist. Man würde sich vorstellen, dass die Pflanze durch frühern Eintritt der guten Jahreszeit zu rascherer Entwicklung angetrieben würde, dass sie also, in wärmeres Klima versetzt, zuerst etwas früher blühen würde, dass sich dann die Gewohnheit, früher zu blühen, auf die folgenden Generationen vererben, und durch stete weitere Einwirkung des warmen Klimas so weit vorrücken würde, als es der Organisation der Pflanze entsprechend thunlich wäre. Dabei ist eben nur leider, wie bei so vielen andern derartigen Erklärungen vergessen, dass die Vererbung erworbener Eigenschaften eine gänzlich unerwiesene Hypothese ist, und diese wird bei der Erklärung vorausgesetzt! Dass man aber mit der Deutung einer Erscheinung, die die Vererbung erworbener Eigenschaften voraussetzt, keinen Beweis für die Existenz einer solchen Vererbung führen kann, liegt auf der Hand.

Ich habe mir die Fixirung der Blüthezeiten und ähnlicher physiologischer Erscheinungen im Thierreich (das Ausschlüpfen überwinterter Insekten z. B.) durch Selectionsprozesse immer sehr wohl erklären zu können gemeint, und ich gestehe, dass mir diese Erklärung auch heute noch die einfachste und natürlichste zu sein scheint. In Freiberg i. Br., wo der Weinbau bekanntlich eine grosse Rolle spielt, leidet die Jahresernte

häufig durch Frühjahrsfröste, die die jungen Triebe mit den Blütenknospen tötten. Nun werden aber verschiedene Reben-sorten gepflanzt, und diese treiben nicht genau zur selben Zeit. Wer nun je gesehen hat, wie durch einen Ende April eintretenden Frost alle Triebe der frühtreibenden Sorten vernichtet werden, während die der nur wenig später treibenden und jetzt noch nicht geöffneten verschont bleiben, der wird nicht zweifelhaft sein, dass die erstern längst dem Untergang verfallen wären, wenn sie im Naturzustand mit den andern um die Existenz kämpfen müssten. Nun schwankt aber die Blüthezeit bei den Individuen jeder Pflanzenart, ist demnach faktisch durch Auswahl der Individuen verrückbar; man sieht also nicht ein, wie es kommen sollte, dass die Blüthezeit jeder Pflanze für jeden Standort nicht in möglichst günstiger Weise allein durch Naturzüchtung fixirt worden sein sollte!

Hoffmann ist sich offenbar des fundamentalen Unterschiedes zwischen erworbenen Eigenschaften des Soma und secundären Abänderungen in Folge Abänderungen des Keimplasmas nicht bewusst gewesen, sonst würde er nicht nach Geltendmachung der hier besprochenen botanischen Thatsachen, welche alle in die zweite Kategorie gehören, zur weiteren Bekräftigung seiner Ansicht noch Fälle aus dem Thierreich angeführt haben, die alle in die erste Kategorie gehören, nämlich Vererbung von Verstümmelungen. Ich gehe darauf nicht ein, da die meisten alte Bekannte, alle aber viel zu unsicher und ungenau sind, um wissenschaftliche Beachtung beanspruchen zu können.

Ich glaube gezeigt zu haben, dass auf botanischem Gebiet bisher keine Thatsachen geltend gemacht worden sind, die eine Vererbung erworbener Eigenschaften (in meinem Sinn) zu beweisen, oder auch nur wahrscheinlich zu machen geeignet wären.

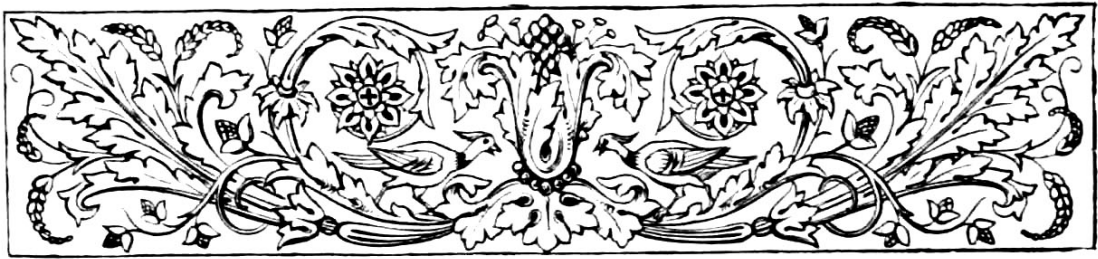
Neapel, Zoologische Station den 11. Januar 1888.



ÜBER DIE HYPOTHESE
EINER
VERERBUNG VON VERLETZUNGEN.

V O R T R A G
gehalten am 20. Septbr. 1888 auf der Naturforscher-Versammlung zu Köln.

JENA 1889.



Es ist bekannt, in welcher Weise Lamarck den Process der allmäligen Umwandlung der Arten sich vollziehen liess, als er zum ersten Mal es versuchte, in den Mechanismus desselben einzudringen und die Ursachen zu ergründen, welche ihn hervorrufen. Eine Aenderung im Bau eines Theils kommt nach seiner Ansicht hauptsächlich dadurch zu Stande, dass die betreffende Art in neue Lebensverhältnisse geräth, und dadurch veranlasst wird, neue Gewohnheiten anzunehmen. Diese ihrerseits bedingen dann eine erhöhte oder eine verminderte Thätigkeit gewisser Theile und in Folge dessen auch eine kräftigere oder schwächere Ausbildung derselben, welche sich schliesslich auf die Nachkommen überträgt. Wenn nun diese Nachkommen unter denselben abgeänderten Verhältnissen weiter leben und also auch dieselbe abgeänderte Art, jenen Theil zu gebrauchen, beibehalten, so muss sich bei ihnen im Laufe ihres Lebens die von den Vorfahren überkommene Abänderung des Theils in derselben Richtung noch weiter steigern, und so bei jeder folgenden Generation, so lange, bis das Maximum der möglichen Abänderung erreicht ist.

Auf diese Weise konnte Lamarck vor Allem solche Veränderungen scheinbar ganz befriedigend erklären, welche in einer blossen Vergrösserung oder Verkleinerung eines Theils bestehen; z. B. den langen Hals des Schwans und anderer Schwimmvögel durch die Gewohnheit des Gründelns, die Schwimmfüsse derselben Thiere durch die Gewohnheit, das

Wasser mit weit gespreizten Zehen zu schlagen u. s. w. Auf diese Weise vermochte er aber auch umgekehrt die Verkümmernng eines Theils zu erklären, der nicht mehr gebraucht wird, z. B. die Rückbildung der Augen bei Thieren, welche in Höhlen leben, oder in den dunkeln Tiefen unserer Seen und des Meeres.

Es leuchtet aber ein, dass bei dieser Erklärung die stillschweigende Voraussetzung gemacht ist, dass solche durch Uebung oder durch Nichtgebrauch eines Theils entstandene Veränderungen wirklich auf die Nachkommen übertragen werden: sie setzt die Vererbung erworbener Charaktere voraus.

Lamarck nahm diese Voraussetzung stillschweigend als selbstverständlich an, und als ein halbes Jahrhundert später sein glücklicherer Nachfolger Charles Darwin die Descendenztheorie neu begründete, glaubte auch er dieses Lamarck'schen Erklärungsprincips nicht ganz entrathen zu können, obgleich er, wie Sie wissen, das neue und jedenfalls überaus tiefgreifende Princip der Selection zur Erklärung der Umwandlungen hinzubachte. Aber er nahm doch das Lamarck'sche Princip nicht ohne eingehende Prüfung an, sondern bemühte sich, aus den ihm vorliegenden Thatsachen zu entnehmen, ob denn auch wirklich derlei Veränderungen, wie sie z. B. durch Uebung im Einzelleben gesetzt werden, auf die Nachkommen vererbt werden können. Besonders die verschiedenen Angaben über vermeintliche Vererbung von Verstümmelungen schienen ihm dies, wenn auch nicht gradezu zu beweisen, so doch sehr wahrscheinlich zu machen¹⁾, und er kam so zu dem Schluss, dass man keinen zureichenden Grund habe, die Vererbung erworbener Abänderungen in Abrede zu stellen. In seinen Werken spielen deshalb Ge-

¹⁾ In seinem Werke über „Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication“ heisst es in Bd. II, p. 28: „Im Ganzen können wir kaum umhin, zuzugeben, dass Verletzungen und Verstümmelungen, besonders wenn ihnen Krankheit folgt, oder vielleicht ausschliesslich, wenn ihnen eine solche folgt, gelegentlich vererbt werden.“

brauch und Nichtgebrauch als direkte Umwandlungsfactoren neben der natürlichen Züchtung immer noch eine bedeutsame Rolle.

Darwin war nicht nur ein genialer und erfindungsreicher, sondern auch ein ausserordentlich ruhig und umsichtig prüfender Forscher; was er als seine Ueberzeugung aussprach, war gewiss sehr wohl und reiflich erwogen. Diesen Eindruck gewinnt Jeder, der seine Schriften studirt, und darin mag es zum Theil liegen, dass erst seit wenigen Jahren die Zweifel an der Richtigkeit des auch von ihm angenommenen Lamarck'schen Princip's Wurzel gefasst und zu einer bestimmten Leugnung einer Vererbung solcher vom fertigen Körper nachträglich erworbener Eigenschaften geführt haben. Ich wenigstens gestehe gern, dass ich lange Zeit in dieser Hinsicht unter dem Banne des Darwin'schen Geistes gestanden habe und dass ich erst von einer ganz andern, nämlich der theoretischen Seite her zum Zweifel an der Vererbung erworbener Charaktere geführt werden musste, ehe sich allmählig und im Laufe weiterer Untersuchungen immer bestimmter die Ueberzeugung in mir ausbildete, dass eine solche Art der Vererbung überhaupt nicht existirt. Zweifel daran sind in den letzten Jahren auch von Andern gelegentlich geäussert worden, so von den Physiologen Dubois-Reymond und Pflüger, und in Bezug auf eine bestimmte Gruppe erworbener Eigenschaften, nämlich die künstlichen Verstümmelungen, hat schon unser grosser Philosoph Kant ihre Vererbungsfähigkeit bestimmt in Abrede gestellt¹⁾, und in neuerer Zeit ist ihm darin Wilhelm His mit kaum geringerer Entschiedenheit nachgefolgt²⁾.

¹⁾ Allerdings auf Grund vollkommen irriger theoretischer Vorstellungen von der Unveränderlichkeit der Art. Vergleiche den Aufsatz von Brock, „Einige ältere Autoren über die Vererbung erworbener Eigenschaften“ im „Biolog. Centralblatt“ Bd. VIII, p. 491 (1888), sowie Hugo Spitzer, „Beiträge zur Descendenztheorie und zur Methodologie der Naturwissenschaft“. Leipzig 1886, p. 515 u. f.

²⁾ W. His, „Unsere Körperform“. Leipzig 1875.

Wenn nun wirklich eine Vererbung erworbener Eigenschaften nicht möglich wäre, so ergäbe sich daraus die Nothwendigkeit einer wesentlichen Umgestaltung der Transmutationslehre; wir müssten dann auf das Lamarck'sche Erklärungsprincip vollkommen verzichten, während das Darwin-Wallace'sche Princip der Selection eine ungemein erhöhte Bedeutung erhielte.

Als ich vor mehreren Jahren in einer kleinen Schrift „Ueber die Vererbung“¹⁾ zum ersten Mal mit dieser Ansicht hervortrat, war ich mir der Tragweite dieses Gedankens wohl bewusst. Ich wusste wohl, dass sich unserer Erklärung der Artumwandlung Hindernisse von anscheinend unübersteiglicher Art in den Weg stellen, sobald wir das Princip der direkten Umwandlung des Körpers durch äussere Einflüsse aufgeben, und ich würde deshalb nicht gewagt haben, das Lamarck'sche Princip anzugreifen, wenn ich nicht damals schon im Stande gewesen wäre, zu zeigen, dass wenigstens bei einem bedeutenden Theil der zu erklärenden Thatsachen diese Hindernisse nur scheinbare sind. Ganze Reihen von Erscheinungen, wie z. B. das Rudimentärwerden von Theilen durch Nichtgebrauch, lassen sich sehr wohl und sogar recht einfach auch ohne Zuhülfenahme des Lamarck'schen Princip verstanden, und bei andern, wie z. B. bei den Instincten, lässt sich zeigen, dass ein nicht unerheblicher Theil von ihnen, nämlich alle Instincte, welche nur einmal im Leben ausgeübt werden, unmöglich durch vererbte Uebung entstanden sein können, ein Beweis, der es auch für die übrigen Zustände überflüssig macht, das Lamarck'sche Princip zur Erklärung herbeizuziehen. Nun will ich keineswegs behaupten, dass es nicht etwa noch Erscheinungen gäbe, für welche eine solche vom Lamarck'schen Princip unabhängige Erklärung noch nicht gefunden, oder doch noch nicht geltend gemacht worden ist; aber auf der andern Seite scheint mir auch noch nie bewiesen worden zu sein, dass wir ohne das Lamarck'sche Princip mit der Er-

¹⁾ Aufsatz II.

klärung der Erscheinungen nicht fertig werden können. Ich wenigstens kenne keine Thatsachen, denen gegenüber wir von vornherein die Hoffnung aufgeben müssten, sie auch ohne Zuhülfenahme des Lamarck'schen Principis erklären zu lernen.

Natürlich aber ist damit, dass gezeigt wird, wir könnten in Bezug auf die Erklärung der Erscheinungen auch ohne die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften auskommen, noch durchaus nicht bewiesen, dass wir dies auch müssen, dass mit andern Worten eine derartige Vererbung nicht existirt. So wenig, als wir von einem Schiff, welches wir in weiter Ferne dahin segeln sehen, blos deshalb schon behaupten können, es bewege sich nur durch die Segel vorwärts, und nicht etwa zugleich durch Dampf, weil die Vorwärtsbewegung des Schiffes durch die Segel allein erklärbar scheint. Wir werden vielmehr zunächst versuchen müssen, zu zeigen, dass das Schiff eine Dampfmaschine nicht besitzt, oder doch wenigstens, dass eine solche durchaus nicht nachgewiesen werden kann.

Dies nun glaube ich heute thun zu können; ich glaube Ihnen zeigen zu können, dass das tatsächliche Bestehen einer Vererbung erworbener Charaktere direkt nicht zu erweisen ist, dass es direkte Beweise für die Existenz des Lamarck'schen Principis nicht gibt.

Wenn Sie fragen: Was haben denn die Vertheidiger und Anhänger der Lehre von der Vererbung erworbener Eigenschaften an Thatsachen zu ihren Gunsten anzuführen? welches sind die Beobachtungen, die z. B. einen Darwin zur Annahme einer solchen Hypothese bestimmten, oder ihn doch verhinderten, eine solche zurückzuweisen, so kann sich die Antwort darauf kurz fassen. Es gibt eine kleine Zahl von Beobachtungen am Menschen und an den dem Menschen nächststehenden Thieren, welche zu beweisen scheinen, dass unter Umständen Verletzungen, Verstümmelungen des Körpers auf die Nachkommen vererbt werden können. Eine Kuh, welche sich ihr Horn abgestossen hatte, warf ein Kalb

mit missbildetem Horn; ein Stier, dem der Schwanz abgeklemmt worden war, producirte fortan schwanzlose Kälber; eine Mutter, der in ihrer Jugend der Daumen gequetscht und missbildet worden war, genas später einer Tochter mit missbildetem Daumen u. s. w.

Zum Theil allerdings fehlt jede Garantie für die Glaubwürdigkeit solcher Angaben und sie haben — wie His und vor ihm Kant schon sagte — keinen höheren Werth als den von Anekdoten; zum andern Theil kann man aber dies doch nicht so ohne Weiteres behaupten, und eine ganz kleine Anzahl solcher Beobachtungen kann in der That eine wissenschaftliche Prüfung und Werthschätzung beanspruchen. Ich werde sogleich näher darauf eingehen, möchte aber zuvor nochmals hervorheben, dass wir an That s a c h e n, welche das Vorkommen einer Vererbung erworbener Eigenschaften direkt beweisen könnten, nichts Anderes anzuführen haben, als eben diese Fälle von Verletzungen; Beobachtungen über Vererbung functioneller Hypertrophie oder Atrophie gibt es nicht, und es ist auch kaum zu erwarten, dass wir deren in Zukunft erhalten werden, denn dies Gebiet ist dem Experiment kaum zugänglich. Die einzigen direkten Stützen für die Hypothese, dass erworbene Eigenschaften vererbt werden können, bilden also jene eben angedeuteten Beobachtungen über die Vererbung von Verletzungen. Aus diesem Grunde haben denn auch die Vertheidiger der Vererbung von erworbenen Eigenschaften, welche in den letzten Jahren ziemlich zahlreich aufgetreten sind, sich bemüht, diesen Beobachtungen entscheidendes Gewicht beizulegen, und aus demselben Grunde liegt es mir, der ich auf dem entgegengesetzten Standpunkte stehe, ob, meine Ansicht über den Werth dieser scheinbaren Beweise für eine Vererbung von Verletzungen eingehend zu begründen.

Dass Verletzungen erworbene Eigenschaften sind, kann wohl kaum bezweifelt werden; sie entspringen nicht aus einer Keimesanlage, sondern sind einfach Reactionen des Körpers auf äussere Eingriffe; sie sind — wie ich mich kürzlich aus-

drückte — rein somatogene¹⁾ Charaktere, solche die nur vom Körper, Soma, im Gegensatz zu den Keimzellen ausgehen.

Wenn sie wirklich vererbt werden müssten, oder auch nur hier und da vererbt werden könnten, so wäre das eine mächtige Stütze für den Lamarckismus, die Vererbung funktioneller Hypertrophie oder Atrophie würde dadurch in hohem Grade wahrscheinlich. Aus diesem Grunde also wird es durchaus geboten sein, dass die Forschung wenn möglich darüber zu einem bestimmten Schlussergebniss gelangt, ob Verletzungen vererbt werden können oder nicht.

Fassen wir nun die Thatsachen, welche bis jetzt dafür vorgebracht sind, etwas näher in's Auge. Natürlich ist es nicht meine Absicht, jeden einzelnen Fall hier vorzulegen, der je einmal irgendwo und von irgend Jemand erzählt worden ist. Dabei würde wenig herauskommen. Ich möchte im Gegentheil eine ganz kleine Zahl von Fällen verschiedener Art auswählen, und zwar vor Allem solche, welche von den Gegnern als besonders starke Beweise für ihre Ansichten vorgebracht worden sind, Fälle, deren Thatbestand zugleich möglichst sicher und möglichst vollständig festzustellen ist. An diesen Fällen will ich zu zeigen versuchen, dass sie nicht beweisend sind, sondern ganz anders aufgefasst werden müssen. Die Unzulänglichkeit des Beweises liegt nicht immer in demselben Um-

¹⁾ Da die Bezeichnung von „erworbenen“ Charakteren nicht von Allen in dem scharf umgrenzten Sinn genommen wird, in dem sie von Zoologen und Botanikern gebraucht wird, so schlug ich vor, in Fällen, wo ein Missverstehen möglich ist, statt „erworben“ das Wort „somatogen“ zu gebrauchen, d. h. vom Körper — Soma — im Gegensatz zur Keimsubstanz ausgegangen, solche Eigenschaften aber, die aus der Beschaffenheit des Keims hervorgegangen sind, als „blastogene“. Wenn man einem Menschen einen Finger abschneidet, so ist seine Vierfingrigkeit eine somatogene oder erworbene Eigenschaft; wenn dagegen ein Kind mit sechs Fingern geboren wird, so muss diese Sechsfingrigkeit aus einer eigenthümlichen Beschaffenheit der Keimsubstanz hervorgegangen sein, sie ist also eine „blastogene“ Eigenschaft.

stand, und man könnte ganz wohl danach verschiedene Kategorien von Fällen unterscheiden.

Zuerst sei nur kurz derjenigen Fälle gedacht, bei welchen es überhaupt an der nöthigen Kritik gefehlt hat.

Dahin gehören die schwanzlosen Kätzchen, welche auf der vorjährigen Naturforscher-Versammlung in Wiesbaden vorgezeigt wurden und — wie die Zeitungen berichteten¹⁾ — dort „so grosses Aufsehen hervorriefen“. Diese hatten ihre Schwanzlosigkeit (resp. ihren Stummelschwanz) von der Mutter geerbt, welche ihrerseits den Schwanz „angeblich“ durch Ueberfahren verloren haben soll. Nicht nur der Besitzer der Kätzchen, Herr Dr. Zacharias, hielt dieselben damals für einen Beweis für die Vererbung von Verstümmelungen, sondern in einem neuerdings erschienenen Werke, welches sich betitelt „Ueber die Entstehung der Arten auf Grundlage des Vererbens erworbener Eigenschaften“, figuriren diese Kätzchen schon in der Vorrede als „werthvoller“ Fall von Vererbung einer Verstümmelung, und bilden so einen Theil des Fundamentes, auf welchem die theoretischen Anschauungen des Verfassers sich aufbauen.

Gewiss würde nun auch das Fehlen des Schwanzes bei Kätzchen, welche von einer Mutter abstammen, der der Schwanz abgefahren worden war, ein Gegenstand des Nachdenkens für uns gewesen sein. Leider fehlt aber jede sichere Kunde, wie die Mutterkatze zu ihrer Schwanzlosigkeit gekommen ist, und die Annahme, der Schwanz sei derselben „abgefahren“ worden, ist eine reine Vermuthung, für die nicht einmal irgend ein Augenzeuge angeführt werden kann. Ohne vollkommene Sicherheit über diesen Punkt ist aber mit einem solchen Fall gar nichts anzufangen, und der Entdecker desselben hat sehr recht gethan, dies nachträglich selbst zuzugeben²⁾. Denn angeborene

¹⁾ Siehe z. B. die Beilage des „Schwäbischen Merkur“ vom 5. Octbr. 1887.

²⁾ Zacharias, „Zur Frage der Vererbung von Traumatismen“. Anatom. Anzeiger, Jahrg. III, 1888, p. 377.

Schwanzlosigkeit kennt man bei Katzen schon seit langer Zeit. Die schwanzlose Rasse der Insel Man findet sich, wenn ich nicht irre, schon in der ersten Auflage der „Entstehung der Arten“ angeführt — ich meine nicht das oben erwähnte, gleichnamige Buch Herrn Professor Eimer's, sondern seinen Darwin'schen Vorläufer. Ueber ihre erste Entstehung wissen wir so wenig als über die Entstehung jener merkwürdigen sechs- bis siebenzehigen Katzen-Rasse, welche Edward Poulton vor einigen Jahren aus Oxford beschrieben und durch neun Generationen hindurch verfolgt hat¹⁾. Es sind dies eben angeborene Missbildungen, aus unbekannter Keimesänderung hervorgegangen, wie deren ja mancherlei seit lange bekannt sind, an deren Vererbbarkeit niemals Jemand gezweifelt hat. In der Existenz der schwanzlosen Katzen-Rasse von Man einen Beweis für die Vererbung von Verstümmelungen zu sehen und etwa anzunehmen, der Stammkatze sei der Schwanz abgefahren worden, würde nicht eben sehr viel mehr berechtigt sein, als die sechszehige Katzen-Rasse von einer Stammutter abzuleiten, der Jemand auf die Füße getreten hätte.

Wenn es aber in solchem Falle feststände, dass der Mutter der Schwanz verstümmelt worden wäre, so läge darin noch kein zwingender Beweis dafür, dass die Schwanzstummel der Jungen auf Vererbung von der Mutter beruhen müssten. Sie könnten ja auch auf Vererbung von dem unbekannten Vater her beruhen. In dem hier angeführten Falle wird es allerdings sich nicht so verhalten, da in mehreren Würfen der Mutterkatze schwanzlose Junge vorkamen. Sonst aber würde die Möglichkeit, dass der Vater angeborene Schwanzlosigkeit besessen und vererbt haben könnte, sehr wohl mit in Anschlag

¹⁾ Poulton in „Nature“, Vol. XXIX, 1883, p. 20 und Vol. XXXV, 1886, p. 38. Sechszehige Katzen müssen nicht so selten sein, wenigstens schreibt mir Professor W. N. Parker, dass in Cardiff ebenfalls eine Familie von Katzen gefunden worden sei, die an allen Füßen 6 Zehen haben. Auch Darwin erwähnt solcher Fälle („Variiren der Thiere und Pflanzen etc.“ 2. Aufl., Bd. II, p. 16, 1873).

gebracht werden müssen. Der folgende Fall ist in dieser Beziehung recht lehrreich.

In vergangenem Sommer wurde mir von einem befreundeten Kollegen Herrn Professor Schottelius in Freiburg ein Kätzchen mit angeborenem Stummelschwanz gebracht, welches derselbe in Waldkirch, einem kleinen Städtchen im südlichen Schwarzwald, zufällig entdeckt hatte. Die Mutter des Kätzchens besass einen völlig normalen Schwanz, der Vater liess sich, wie gewöhnlich bei Katzen, nicht direkt feststellen. Man hätte also auf plötzliches, spontanes Auftreten des Schwanzmangels rathen können, oder auf Abstammung von einem künstlich des Schwanzes beraubten Kater.

Genaue Erkundigung ergab nun folgenden, ziemlich unerwarteten Aufschluss. In Waldkirch werden seit einigen Jahren ziemlich häufig Kätzchen ohne Schwanz geboren, und zwar von den verschiedensten Müttern, und man erklärt sich dort diese Thatsache dadurch, dass vor einigen Jahren ein Geistlicher dort wohnte, dessen Frau, eine Engländerin, einen schwanzlosen Kater von der Insel Man besass. In der That dürfte wohl allein aus der völlig sichergestellten Thatsache der mehrjährigen Anwesenheit dieses Katers in Waldkirch eine Wahrscheinlichkeit für die Annahme hervorgehen, dass sämtliche schwanzlose Kätzchen Waldkirchs direkte oder indirekte Nachkommen von ihm seien. So gut aber ein Kater von der Insel Man in den Schwarzwald gerathen kann, wird er auch anderswohin verschleppt werden können. Die Insel Man ist aber keineswegs der einzige Ort, an welchem stummelschwänzige (sogenannte „schwanzlose“) Katzen häufiger beobachtet worden sind. In manchen Gegenden Japans bilden sie eine von den Bewohnern bevorzugte Rasse, worauf ich nachher zurückkommen werde.

Doch kehren wir uns von Beobachtungen ab, die eine Vererbung von Verletzungen schon desshalb nicht beweisen, weil die erste und unerlässlichste Vorraussetzung, dass es sich dabei wirklich um Verletzungen handelt, nicht feststeht, und wenden uns ernsthafteren „Beweisen“ zu. Wir können noch

bei den Schwänzen unserer Hausthiere stehen bleiben, denn es kommen hier nicht ganz selten spontane und beträchtliche Verkürzungen und Verkrümmungen des Schwanzes vor, und da nun zugleich in manchen Ländern und Gegenden die Sitte besteht, den Thieren in der Jugend den Schwanz zu stutzen, so ist dieses Zusammentreffen in kausalen Zusammenhang gebracht und die Frage aufgeworfen worden, ob nicht in Folge der viele Generationen hindurch geübten künstlichen Verstümmelung die Neigung zu spontanem Auftreten von Stummelschwänzen entstanden sei. Diese Vermuthung sieht auf den ersten Blick auch recht plausibel aus, allein eine scharfe wissenschaftliche Kritik, wie sie Döderlein, Richter und Bonnet geübt haben, in Verbindung mit einer genauen und sorgfältigen anatomischen Untersuchung hat ergeben, dass wenigstens in den genau untersuchten Fällen ein solcher Kausalzusammenhang nicht bestand, dass die spontanen Stummelschwänze, wie sie besonders bei Katzen und Hunden gelegentlich vorkommen, einen ganz andern Ursprung haben, als die einer Erbschaft künstlicher Verstümmelung. Sie beruhen auf einer angeborenen Bildungs-Anomalie, die sich leicht und stark vererbt; sie sind Missbildungen, wie sechste Finger oder Zehen, oder besser, wie verkümmerte Finger und Zehen, die ja auch zuweilen vorkommen. Bonnet¹⁾ zeigte, dass die Stummelschwänze bei Hunden auf einem Fehlen mehrerer Wirbel beruhen, verbunden mit abnormer Verknöcherung und zuweilen auch mit vorzeitiger Verwachsung der Schwanzwirbel untereinander; oder genauer und mit den Worten Bonnet's ausgedrückt: „Es handelt sich in den zwei ersten, von ihm untersuchten Fällen um eine vom distalen Ende der Schweifwirbelsäule her platzgreifende Reduction in der Wirbelzahl, gleichzeitig auftretend mit Ancylosirung der mehr oder minder

¹⁾ Bonnet, „Die stummelschwänzigen Hunde im Hinblick auf die Vererbung erworbener Eigenschaften“, Anat. Anzeiger Bd. III, 1888, p. 584, und: in den „Beiträgen zur patholog. Anatomie und allgem. Pathologie“ von Ziegler und Nauwerck, Bd. IV, 1888.

missbildeten Wirbel mit Persistenz eines wechselnd grossen Hautanhanges (sogenannten weichen Schwanzes), Verbildungen, die nachweisbar auf dem Wege der Vererbung von der Mutter auf die folgenden Generationen in progressiver Ausdehnung, sowohl was die Zahl der stummelschwänzigen Individuen betrifft, übergegangen sind.“

In einem dritten Falle fand Bonnet „neben dem Defecte von 4—7, normalerweise vorhandenen Wirbeln die Schweifwirbelsäule nicht nur in ihrem distalen Theile, wie bei den Hunden A und B, sondern in ihrer ganzen Ausdehnung ausgezeichnet durch die mit Missbildung der normalen Form einhergehende Tendenz zu frühzeitiger Ancylosirung“.

Dazu kommt noch, dass die letzten drei bis vier Wirbel des Schwanzes in allen drei Fällen verbogen sind, entweder quer zur Längsachse des Schwanzes gestellt, oder sogar vollständig zurückgebogen, so dass die Spitze des Schwanzes nach vorn sieht.

Es leuchtet ein, dass alle diese Veränderungen andere sind, als sie bei einer Vererbung der Verstümmelung des Schwanzkappens zu erwarten wären. Vererbte sich der künstliche Defect, so müssten nicht eine wechselnde Anzahl der mittleren Schwanzwirbel fehlen, sondern vor Allem die der Schwanzspitze. Die vorhandenen Wirbel hätten auch keine Ursache krankhaft entartet zu sein, wie es thatsächlich bei der Mehrzahl der vorhandenen Schwanzwirbel in den untersuchten Hunden der Fall war.

Ganz ähnliche Ergebnisse erhielt Döderlein an den schon oben erwähnten „schwanzlosen“ Katzen Japans. „Die rudimentären Schwanzwirbel waren zu einer kurzen, dünnen und unbeweglichen Spirale verkümmert, die mit Haaren bedeckt als dicker Knollen dem Hintertheil der Katze aufsass.“

Wenn man aber auch davon absehen wollte, dass der anatomische Befund solcher Stummelschwänze gar nicht zusammentrifft mit dem einer künstlichen Verstümmelung des Schwanzes, so liesse sich doch die Hypothese, dass es sich hier um Vererbung eines künstlichen Defectes handle, nicht

aufrecht erhalten, denn in den untersuchten Fällen war der „Stammutter“ der betreffenden Hunde „der Schwanz gar nicht coupirt worden“, ja in einem Falle handelte es sich um eine Rasse (Dachshund), bei welcher eine solche Verstümmelung, soviel man weiss, niemals Sitte gewesen ist.

Alle genau untersuchten Fälle haben also ergeben, dass von einer Vererbung künstlicher Verstümmelung nicht die Rede sein kann, dass vielmehr eine sogenannte „spontane“ Missbildung vorliegt, welche mit dem „Coupiren“ der Schwänze nichts zu thun hat.

Fragen wir aber nach den Ursachen dieser „spontanen Missbildung“, so kommen wir zu ganz interessanten Ergebnissen. Bonnet selbst hat schon hervorgehoben, dass die Verkümmernng der Schwanzwirbelsäule in sehr verschiedenem Grade vorgefunden wurde. Bald fehlten nur 4 Wirbel, bald bis zu 10, und auch der Grad der Verkrümmung der Schwanzwirbelsäule und der Grad der Verwachsung der Wirbel untereinander war in verschiedenen Fällen ein ganz verschiedener. Mit Recht folgert Bonnet hieraus, dass bei diesen Thieren ein langsamer und allmäliger Rückbildungsprocess im Gange ist, auf Verkürzung des Schwanzes gewissermaassen abzielend. Natürlich darf dies nicht wörtlich genommen und etwa die Vorstellung damit verbunden werden, als sei der Rückbildungsprocess der Ausfluss einer im Organismus gelegenen hypothetischen Entwicklungskraft, welche es auf Beseitigung des Schwanzes abgesehen hätte. Wir stehen hier im Gegentheil grade vor einem Falle, der sehr schön zeigt, wie der Anschein einer bestimmt gerichteten Entwicklung zu Stande kommen kann, ohne dass irgend eine zielstrebige Kraft dabei im Spiele zu sein braucht.

Diese Neigung zum Rudimentärwerden des Schwanzes bei Katzen und Hunden lässt sich durch das, was ich früher den Process der Panmixie¹⁾ genannt habe, in einfachster Weise erklären. Dem domesticirten Hund und der domesticirten

¹⁾ Siehe: „Ueber die Vererbung“. Jena 1883, p. 35.

Katze ist der Schwanz wohl kaum noch von irgend einem Nutzen; wenigstens geht kein Hund und keine Katze deshalb zu Grunde, weil sie einen unvollkommenen Schwanz besitzen. Naturzüchtung übt deshalb keinen Einfluss auf diesen Theil mehr aus, und gelegentliche Unvollkommenheiten desselben werden nicht mehr durch den frühen Untergang ihrer Besitzer ausgemerzt, sondern können sich auf Nachkommen übertragen.

Während die schwanzlose Fuchsrasse, welche nach Settegast auf dem Jagdgrund des Prinzen Wilhelm zu Solms-Braunfels in diesem Jahrhundert einmal auftrat, bald wieder verschwand, hat sich die Stummelschwänzigkeit bei Katzen und Hunden vielfach erhalten. Natürlich! da in dem Defect des Schwanzes kein Grund der Inferiorität des Individuums gelegen war.

Aber noch nach einer andern Seite hin scheinen mir diese Thatsachen bemerkenswerth.

Ich erwähnte vorhin der schwanzlosen Katzenrasse von der Insel Man. Wir haben keine Ueberlieferung darüber, wie es kam, dass die Nachkommen der ersten mit missbildetem Schwanz auf dieser Insel geborenen Katze sich so vermehren und verbreiten konnten, dass sie jetzt die Majorität auf der Insel bilden. Aber wir können uns leicht davon eine Vorstellung machen, wenn wir erfahren, dass in Japan die schwanzlosen Katzen besonders gesucht sind¹⁾, weil man davon überzeugt ist, „dass solche Katzen den Beruf der Mäusetödtung viel energischer betreiben, als gewöhnliche Katzen. Jedermann wünscht also eine schwanzlose Katze zu haben, ja man schneidet — wenn man Katzen mit angeborenem Stummelschwanz nicht bekommen kann — normalen Katzen den Schwanz ab, weil man glaubt, dass das bessere Mäusen und

¹⁾ Siehe die interessanten Bemerkungen Döderlein's über diesen Punkt, die mir von meinem japanischen Schüler und Freunde, Herrn Dr. C. Ischikawa, vollkommen bestätigt worden sind. (Döderlein, „Ueber schwanzlose Katzen“, Zool. Anzeiger vom 21. November 1887, Nr. 265.)

sonstige Vorzüge eben von der Schwanzlosigkeit abhängen. Die Folge davon ist einfach die, dass „in vielen Gegenden von Japan geschwänzte Katzen gradezu zu den Seltenheiten gehören“. In dem Städtchen Waldkirch nun, von dessen Katzen oben schon die Rede war, tritt merkwürdiger Weise bereits genau dieselbe Sage von der grösseren Vorzüglichkeit schwanzloser Katzen auf, und auch dort wünscht man solche Katzen zu besitzen. Wir sehen also, wie eine geringe, aber augenfällige Variation sofort energische Züchtungsprocesse veranlassen kann, die dieser Variation zum Sieg verhelfen: ein Fingerzeig für uns, vorsichtig zu sein in der Aburtheilung über den so oft angezweifelte Process der sexuellen Züchtung, der ja auch mit solchen functionell gleichgültigen, aber ins Auge fallenden Variationen arbeitet. Hier hat der Mensch eine Variation bevorzugt, offenbar nur, weil ihn das Neue und Absonderliche daran überraschte und anzog; er hat ihr einen eingebildeten Werth beigelegt und hat durch künstliche Züchtung ihr zur Herrschaft über die Normalform verholfen. Es lässt sich nicht einsehen, warum nicht das Gleiche bei Thieren in Bezug auf die sexuelle Auswahl sollte geschehen können.

Kehren wir aber nach dieser kleinen Abschweifung zur Vererbung von Verstümmelungen zurück.

Wir haben gesehen, dass die Stummelschwänze der Katzen und Hunde, soweit sie einer wissenschaftlichen Untersuchung unterzogen wurden, nicht auf Vererbung künstlicher Verstümmelung beruhen, sondern auf einem spontan eingetretenen Rückbildungsprocess der Schwanzwirbelsäule. Nun könnte man ja immer noch der Meinung sein, dass die habituellen künstlichen Verstümmelungen des Schwanzes, wie sie bei Hunden und auch bei Katzen an manchen Orten geübt werden, wenn sie auch nicht alle spontanen Stummelschwänze veranlassen haben, so doch eine Anzahl derselben hervorgerufen hätten; man könnte sagen: der Umstand, dass Stummelschwänze spontan auftreten können, widerlegt noch nicht unsere Vermuthung, dass sie in andern Fällen, nämlich da, wo Verstümmelung die Constitution der Eltern beeinflusst hat, nicht

dennoch auf einer Vererbung solcher Verstümmelungen beruhen könne.

Offenbar vermag hier nur der Versuch zu entscheiden, natürlich nicht der Versuch an Katzen und Hunden, wie Bonnet sehr richtig bemerkt, sondern der Versuch an solchen Thieren, deren Schwanz nicht schon in vielfachem Verkümmierungsprocess begriffen ist. Bonnet schlägt vor, „die ganze Angelegenheit an weissen Mäusen oder Ratten zu prüfen, bei denen Stummelschwänze als Missbildung nicht bekannt, und die Schwanzlänge stets eine sehr gleichmässige ist“.

Ehe noch dieser Vorschlag gemacht worden war, hatte ich ihn schon in Angriff genommen, obwohl dies ja Solchen näher gelegen hätte, welche die Vererbung von Verstümmelungen behaupten, als mir, der ich dieselbe bestreite. Ich gestehe auch offen, dass ich diese Versuche nur ungern unternommen habe, da ich nicht hoffen konnte, andere als rein negative Resultate zu erhalten. Da mir indessen auch solche nicht ganz werthlos zu sein schienen für die Entscheidung der schwebenden Frage, und da die zahlreichen Vertheidiger der Vererbung erworbener Charaktere keine Anstalten machten, ihre Meinung durch das Experiment zu erhärten, so unterzog ich mich dieser nicht eben grossen Mühe.

Die Versuche wurden mit weissen Mäusen angestellt und im October vorigen Jahres begonnen. 12 Mäuse, 7 Weibchen und 5 Männchen, machten den Anfang, indem ihnen am 17. October 1887 sämmtlich der Schwanz abgeschnitten wurde. Am 16. November erschienen bereits die zwei ersten Würfe von Jungen, und da die Tragzeit der Maus nur 22—24 Tage beträgt, so stammten also diese ersten Jungen bereits aus der Zeit der Schwanzlosigkeit der Eltern. Es waren ihrer zusammen 18, alle mit völlig normalen Schwänzen von 11 bis 12 mm Länge. Diese, wie auch alle später noch nachfolgenden Jungen, wurden aus dem Zwinger entfernt, sei es dass sie getödtet und conservirt, oder aber zu weiterer Zucht verwendet wurden. In diesem Zwinger I, der also die erwähnten 12 Mäuse erster Generation enthielt, wurden nun im Laufe

von 14 Monaten, nämlich bis zum 17. December 1888, 333 Junge geboren, von denen keins einen Stummelschwanz, oder auch nur einen um Weniges kürzeren Schwanz besitzt, als ihn die Jungen unverstümelter Eltern aufweisen.

Man konnte nun aber glauben, dass sich die Wirkungen der Verstümmelung erst in einer der folgenden Generationen geltend machen würden. Ich brachte desshalb 15 Junge vom 2. December 1887 in einen Zwinger Nr. II, nachdem sie grade sehend und behaart geworden waren, und schnitt ihnen die Schwänze ab. Die Thierchen producirten vom 2. December 1887 bis zum 17. December 1888 233 Junge, alle mit normalen Schwänzen.

In derselben Weise wurden am 1. März 1888 14 Junge der zweiten Generation in einen Zwinger Nr. III gesetzt und der Schwänze beraubt; allein auch ihre Nachkommenschaft, 141 der Zahl nach bis zum 17. December 1888, enthielt wiederum nicht ein einziges Thier mit abnormem Schwanz. Ganz ebenso ging es mit der vierten Generation, welche vom 4. April 1888 an in einem Zwinger Nr. IV erzogen und in derselben Weise behandelt wurde; in der Zeit vom 23. April bis 17. December 1888 brachte sie 117 normalschwänzige Junge hervor; desgleichen eine fünfte Generation in Zwinger V vom 15. September bis 17. December 1888 die Zahl von 25 Jungen, alle mit normalen Schwänzen.

Der Versuch sollte damit nicht abgeschlossen sein, vielmehr wurde auch noch eine Anzahl Junge der sechsten Generation isolirt und künstlich entschwänzt, doch brachten dieselben bisher noch keine Nachkommenschaft hervor¹⁾.

Es wurden also bisher von fünf Generationen künstlich entschwänzter Eltern 849 Junge geboren, von denen keins einen Stummelschwanz oder sonst eine Abnormität des

¹⁾ Die Versuche sind bis heute fortgesetzt worden. Es sind jetzt achtzehn Generationen hindurch die Schwänze abgeschnitten worden, aber noch kein Junges mit verkürztem oder gar rudimentärem Schwanz geboren worden. W. 1892.

Schwanzes aufwies. Aber nicht nur dieses; genaue Messung zeigte, dass auch nicht etwa eine geringe Verkürzung des Schwanzes vorhanden war. Die Länge des Schwanzes der Neugeborenen schwankt innerhalb recht geringer Grenzen, nämlich zwischen 10,5 und 12 mm; bei keinem der Jungen beträgt sie weniger als 10,5 mm, und die Jungen der späteren Generationen verhalten sich in der Schwanzlänge genau so, wie die der ersten Generation: die Schwanzlänge nimmt also im Laufe der fünf Generationen in keiner bemerkbaren Weise ab.

Was beweisen nun diese Versuche? Widerlegen sie ein für allemal die Ansicht, dass Verletzungen vererbt werden können? Gewiss nicht so ohne Weiteres! Wollte man das aus ihnen allein und ohne Zuhülfenahme anderer Thatsachen folgern, so würde dem mit Recht entgegengehalten werden können, man hätte dabei versäumt, die Möglichkeit in Rechnung zu ziehen, dass die Wirkung der Verstümmelung nicht sogleich in der zweiten, dritten, vierten oder fünften Generation hervortrete, dass sie vielmehr durch mehrere Generationen hindurch latent bleibe, um erst später, etwa in der sechsten, zehnten, zwanzigsten oder hundertsten Generation als ererbte Missbildung in die Erscheinung zu treten. Wir könnten auch nicht viel gegen einen solchen Einwurf vorbringen, denn es gibt thatsächlich Erscheinungen der Abänderung, welche auf einer solchen allmäligen, zunächst noch unmerklichen Umstimmung oder besser Abänderung des Keimplasmas beruhen müssen, die erst nach Generationen als sichtbare Abänderung der Nachkommen in die Erscheinung tritt. Das wilde Stiefmütterchen verändert sich nicht sofort, wenn es in Gartenland gepflanzt wird. Es bleibt zuerst scheinbar unverändert, früher oder später aber im Laufe der Generationen treten zuerst an dieser, dann an jener Pflanze Variationen auf, hauptsächlich in der Grösse und Farbe der Blumen, und diese pflanzen sich durch Samen fort, sind also der Ausfluss einer Keimesabänderung. Dass solche Variationen niemals schon in der ersten Gartengeneration vorkommen, beweist, dass sie durch

allmähliche Umwandlung des Keimplasmas vorbereitet worden sein müssen.

Es ist also an und für sich durchaus nicht unzulässig, wenn man die abändernde Einwirkung eines äussern Einflusses auf das Keimplasma sich als eine allmähliche, im Lauf der Generation sich steigernde vorstellt, welche erst dann zu einer sichtbaren Abänderung des Körpers (Soma) selbst führt, wenn sie eine gewisse Höhe erreicht hat.

So würde man theoretisch nichts Entscheidendes dagegen vorbringen können, wenn Jemand behaupten wollte, die Vererbung von Verstümmelungen brauche 1000 Generationen, um sichtbar zu werden, denn wir können die Stärke der Einflüsse nicht a priori abschätzen, welche im Stande sind, das Keimplasma zu verändern, und können nur durch die Erfahrung darüber belehrt werden, wie viele Generationen hindurch sie einwirken müssen, ehe sie in die Erscheinung treten.

Wenn deshalb Verstümmelungen wirklich — wie die Gegner behaupten — als solche Abänderungs-Einflüsse auf das Keimplasma einwirkten, dann liesse sich die Möglichkeit, ja Wahrscheinlichkeit nicht in Abrede stellen, dass die Vererbungserscheinungen selbst nicht sofort, sondern erst in einer späteren Generation zum Vorschein kämen.

Die Versuche mit den Mäusen allein bilden deshalb gegen eine solche Annahme noch keinen vollen Beweis, sie müssten vielmehr bis ins Unendliche fortgesetzt werden, ehe man mit relativer Sicherheit sagen könnte: es findet keine Vererbung statt. Allein so wie die Dinge liegen, sind sie — wie mir scheint — dennoch ein entscheidender Beweis gegen die Behauptung, dass Verstümmelungen vererbt werden können, und zwar einfach deshalb, weil durch sie nachgewiesen wird, dass Verstümmelungen, die in fünf aufeinander folgenden Generationen sich wiederholten, keine Vererbungswirkung erkennen liessen, trotzdem sie bei beiden Eltern vorhanden waren. Man darf nicht vergessen, dass alle sog. „Beweise“, die bisher für eine Vererbung von Verstümmelungen vorgebracht wurden, die Vererbung einer einmaligen Verstümmelung behaupten,

welche sofort in der folgenden Generation in die Erscheinung trat. Auch bezieht sich in allen diesen Fällen die Verstümmelung nur auf einen der Eltern, nicht wie bei den Mäuseversuchen auf beide. Diesen Versuchen gegenüber fallen alle diese „Beweise“ in nichts zusammen, sie müssen alle zusammen auf Irrthum beruhen.

Wenn eine Verstümmelung, hier also das Abschneiden der Schwänze, welche an beiden Eltern fünf Generationen hindurch ausgeübt wurde, sich an keinem der 849 Nachkommen in irgend einem Grade wieder zeigte, so wird es wohl mehr als unwahrscheinlich sein, dass jemals eine einmalige und gar nur bei einem der Eltern eingetretene Verstümmelung sich auf die Kinder vererben sollte, noch dazu in einer so ausgeprägten Form, wie es in allen den sogenannten beweisenden Fällen behauptet wird — man denke nur an Blumenbach's Mann mit dem krumm geheilten kleinen Finger, dessen Söhne dann eine Verbildung desselben Fingers aufwiesen, an den oben erwähnten Stier, dem der Schwanz abgeklemmt wurde und der fortan nur schwanzlose Kälber producirte, oder an jene Mutter, welche im 18. Jahre den Finger brach, der in Folge dessen steif blieb, und deren beide Söhne „dasselbe Gebrechen“ an dem nämlichen Finger haben!

Wenn aber diese Beweise fallen, dann gibt es überhaupt keine Thatsachen mehr, welche auch nur im allerentferntesten für die Möglichkeit einer Vererbung von Verstümmelungen sprechen, denn obgleich mancherlei Fälle bekannt sind, in welchen gewisse Verstümmelungen durch Hunderte von Generationen hindurch fortgesetzt wurden, so findet sich darunter auch nicht ein einziger, in welchem sich die Verstümmelung vererbt hätte, alle vielmehr haben ein negatives Resultat ergeben. Bekanntlich üben verschiedene Völker seit uralten Zeiten gewisse Verstümmelungen, aber keine derselben hat zu einer erblichen Verbildung des betreffenden Theils geführt, weder die Circumcision¹⁾, noch das Ausschlagen der

¹⁾ In Bezug auf die Circumcision muss dieser Satz dahin erläutert werden, dass zwar allerdings bei den Völkern mit ritueller Circumcision

Schneidezähne, noch das Bohren von Löchern in Lippe oder Nase, noch endlich die so ausserordentlich weit getriebene künstliche Verkleinerung und Verkrüppelung der Füße bei den Chinesinnen. Kein Kind der betreffenden Völker bringt diese Abzeichen mit auf die Welt, sie müssen in jeder Generation neu erworben werden.

Auch bei Thieren lassen sich solche Fälle nachweisen. Herr Professor Kühn in Halle machte mich darauf aufmerksam, dass bei einer bestimmten Rasse von Schafen seit mehr als 100 Jahren der Schwanz gestutzt wird — aus bestimmten praktischen Gründen — dass aber noch niemals (Nathusius) ein Schaf ohne Schwanz, oder mit einem blossen Stummelschwanz in dieser Rasse geboren worden ist. Dies wiegt wohl um so schwerer, als es andere Schaf-Rassen gibt (Fettsteiss-Schafe), bei welchen das Fehlen des Schwanzes Rassen-Charakter ist. Es liegt also nicht etwa in der Natur des Schafschwanzes, unausrottbar zu sein.

Einen recht hübschen Fall führt Settegast an, wenn auch wohl in anderer Absicht. „Die Krähenarten haben alle um Nasenlöcher und Schnabelwurzel steife, borstenartige Federn, nur die Saatkrähe nicht. Diese besitzt sie zwar auch, solange sie im Neste sitzt; bald nach dem Ausfliegen aber verlieren sie sich und „kommen niemals mehr zum Vorschein“. Die Saatkrähe bohrt nämlich, indem sie ihrer Nahrung nachgeht, mit dem Schnabel tief in den Boden. Dadurch werden die Federn am Schnabel vollständig abgerieben und können bei dem unablässigen Bohren auch nicht wieder nachwachsen. Dennoch hat diese Eigenthümlichkeit, seit ewigen (?) Zeiten

zuweilen einzelne Kinder mit schwach entwickeltem Präputium geboren werden, dass dies aber hier nicht öfter vorkommt, als bei andern Völkern, bei welchen die Circumcision nicht üblich ist. Ziemlich umfassende statistische Untersuchungen haben zu diesem Ergebniss geführt. Vergl. den ausführlichen Bericht über die statistische Zusammenstellung von Dr. Ascherson und diejenige von Dr. Ziffer in Budapest, gegeben von Bonnet in „Ueber Vererbung von Verstümmelungen“, Beiträge zur Anthropologie und Urgeschichte Bayerns vom 27. November 1888. W. 1892.

fortdauernd erworben, noch nie dahin geführt, dass in einem Neste ein Individuum mit angeborenem nackten Gesicht vorgekommen wäre.“

So haben wir auch keinen Grund, eine solche für die Mäuse-Versuche zu vermuthen, falls dieselben durch Hunderte oder Tausende von Generationen fortgesetzt würden. Die ganze Vermuthung einer kumulativen Wirkung von Verstümmelungen schwebt vielmehr vollständig in der Luft und kann sich auf nichts stützen, als auf die Thatsache, dass kumulative Umwandlungen des Keimplasmas vorkommen, womit aber begreiflicher Weise noch nicht gesagt ist, dass Verstümmelungen zu denjenigen Einflüssen gehören, welche im Stande sind, abändernd auf das Keimplasma einzuwirken. Nach Allem, was uns von Thatsachen vorliegt, haben sie diese Wirkung nicht.

Mag man sich aber selbst der freien Vermuthung hingeben, bei noch längerer Generationsfolge könne doch einmal die betreffende Verstümmelung erblich werden, so scheint mir doch aus den Mäuse-Versuchen jedenfalls so viel hervorzugehen, dass einmalige Verletzungen sich in keinem Grade vererben. Man müsste denn annehmen wollen, dass der Schwanz-Mangel sich weniger leicht vererbte, als andere Verstümmelungen, oder dass die Mäuse geringere Vererbungskraft besäßen, als andere Thiere. Für beide Annahmen liegt aber nicht der geringste Grund vor. Im Gegentheil war ja von den Vertheidigern des Lamarck'schen Prinzips immer gerade auf die Vererbbarkeit von Schwanz-Verstümmelungen hingewiesen worden.

Man hat freilich schon öfters gemeint, eine derartige Vererbung brauche ja nicht in jedem Falle einzutreten, sie könne möglicher Weise nur hier und da, unter ganz besonders gestalteten Bedingungen, die wir nicht kennen, zum Vorschein kommen, und deshalb seien alle negativen Versuche und alle Nachweise von der Irrthümlichkeit der für eine Vererbung von Verstümmelungen vorgebrachten „Beweise“ hinfällig und nicht entscheidend. Erst in jüngster Zeit noch hat ein tüchtiger jüngerer Zoologe bei Gelegenheit der Kant'schen Bekämpfung

der betreffenden Vererbungsart gemeint: es würde wohl selbst der entschiedenste Gegner der Vererbung von Verstümmelungen heute nicht wagen, mit solcher Schroffheit diesen Standpunkt zu vertreten, wie dies seiner Zeit von Kant geschehen sei, „denn es wird doch wohl zugegeben werden müssen, dass Vererbung erworbener Eigenschaften mindestens als seltene Ausnahme einmal stattfinden können“. Aehnliches hört man gesprächsweise des Oefteren, obwohl doch damit die ganze Frage über's Knie abgebrochen wird, denn es heisst doch wohl nichts Anderes, als dass die Vererbung erworbener Eigenschaften nachgewiesen sei. Wenn eine solche Vererbung überhaupt stattfinden kann, so existirt sie also, und es ist theoretisch einerlei, ob sie seltener oder häufiger thatsächlich eintritt. Man hat manchmal die Vererbung „launenhaft“ genannt und in gewissem Sinne ist sie dies auch, d. h. sie erscheint uns so, weil unsere Einsicht in die Tiefe des Vorgangs nicht hinabreicht. Wir können nicht voraussagen, ob ein eigenthümlicher Charakter des Vaters beim Kind wieder auftreten wird oder nicht, noch weniger ob er bei dem ersten oder zweiten, oder bei einem der folgenden Kinder wieder auftreten wird, so wenig, als wir voraussagen können, ob ein Kind die Nase seines Vaters oder seiner Mutter, oder die des einen seiner Grosseltern bekommen wird. Das heisst aber sicherlich nicht, dass dies dem Zufall anheim gegeben wäre, vielmehr wird Niemand daran zweifeln dürfen, dass dies Alles vollkommen gesetzmässig vor sich geht und dass mit der Befruchtung des Eies auch über die Nase des Kindes bereits entschieden ist. Das Zusammenwirken der in den beiden kopulirten Keimzellen enthaltenen Entwicklungstendenzen führt mit Nothwendigkeit diese oder jene Nasenform herbei. Wir können auch Einiges von den Gesetzen, nach welchen dies geschieht, aus den beobachteten Thatsachen ableiten. So z. B. werden unter einer grossen Zahl von Kindern derselben Eltern immer einige die Nasenform der Mutter oder überhaupt der mütterlichen Seite bekommen, andere die Nase der väterlichen Seite u. s. w.

Wenden wir dies auf die behauptete Vererbung von Verstümmelungen an, so müsste, falls dieselbe überhaupt möglich wäre, sie in einer bestimmten grossen Zahl von Fällen x mal eintreten, sie müsse um so leichter eintreten, wenn beide Eltern gleichermaassen verstümmelt sind, oder wenn die Verstümmelung in mehreren oder gar vielen Generationen sich wiederholt hätte u. s. w. Dass sie aber in 800 Fällen günstigster Art nicht eintreten sollte, um dann plötzlich einmal in einem Falle einzutreten, in dem man es am wenigsten erwartet hätte, ist äusserst unwahrscheinlich. Diejenigen, welche in den so zweifelhaften Angaben von Vererbung einmaliger und einseitiger (in Bezug auf die Eltern) Verstümmelungen Beweise für die Existenz der bestrittenen Vererbungsart sehen wollen, vergessen ganz, dass dieselbe einen höchst wunderbaren und jedenfalls äusserst verwickelten Apparat voraussetzt, der, wäre er überhaupt vorhanden, sich regelmässig unter bestimmten Bedingungen, nicht aber blos in „seltenen Ausnahmefällen“ manifestiren würde. Die Natur schafft nicht komplicirte Maschinerien, um sie dann unbenutzt liegen zu lassen; wenn sie überhaupt vorhanden sind, dann sind sie durch und für den Gebrauch vorhanden, und dann müssten wir ihre Wirkungen sicher und bestimmt beobachten können. Wie komplicirt aber der Apparat für Bewirkung einer Vererbung von Verstümmelungen (überhaupt erworbener Charaktere) sein müsste, kann man sich leicht klar machen, wie ich früher schon an einem andern Orte zu zeigen versucht habe. Die Uebertragung einer Narbe auf die Nachkommen z. B. setzt zunächst voraus, dass jede mechanische Veränderung des Körpers (Soma) eine Veränderung in den Keimzellen setzt. Das Wesen dieser Veränderung kann nicht in einer blossen Ernährungsdifferenz bestehen, die ja nur ein rascheres oder verlangsamtes Wachstum der Zelle bewirken könnte, sie müsste vielmehr derart sein, dass dadurch das Keimplasma in seiner molekularen Structur verändert würde. Diese Veränderung würde aber derjenigen, die an der Peripherie des Körpers eingetreten ist, also der Narbenbildung, nicht im geringsten ähnlich

sein können, denn im Keimplasma gibt es weder eine Haut, noch überhaupt die Anlage irgend eines späteren Organs als Miniaturbild desselben, sondern nur Molekularstructuren, welche im Laufe der Tausende von Umwandlungsstufen der Ontogenese zur Bildung eines Soma und einer Haut führen. Die Veränderung des Keimplasmas, welche die Vererbung der Narbe ermöglichen soll, müsste also derart sein, dass dadurch der Verlauf der Ontogenese in einem der spätesten Stadien so beeinflusst würde, dass dadurch an einer bestimmten Stelle der Haut eine Unterbrechung der normalen Hautbildung durch Einschiebung von Narbengewebe eintreten müsste. Ich will nun keineswegs behaupten, dass Veränderungen des Keimplasmas von gleich minutiösem Grade nicht vorkommen könnten, im Gegentheil: die individuelle Variation zeigt uns, dass das Keimplasma alle kleinsten Eigenheiten des Individuums tatsächlich und zwar der Möglichkeit nach in sich enthält; wie es aber denkbar erscheinen könnte, dass solche minutiöse Veränderungen des Keimplasmas durch das Auftreten einer Narbe oder sonstigen Verstümmelung des Körpers in den Keimzellen verursacht werden sollte, das versuche ich vergeblich zu begreifen. In dieser Hinsicht glaube ich der Blumenbach'schen Forderung nahezu genügen zu können, der geneigt war, sich gegen die Annahme einer Vererbung von Verstümmelungen zu erklären, dies aber an die Bedingung des Beweises knüpfte, „dass eine solche Vererbung überhaupt nicht stattfinden könnte“. Wenn man dafür auch nicht einen strengen „Beweis“ führen kann, so vermag doch sehr wohl gezeigt zu werden, dass der Apparat, den eine solche Vererbung voraussetzt, ein so unendlich verwickelter, ja geradezu unfassbarer sein müsste, dass wir wohl berechtigt sind, an der Möglichkeit seiner Existenz so lange zu zweifeln, als nicht Thatsachen vorliegen, die beweisen, dass er dennoch vorhanden sein muss. Ich glaube desshalb nicht, dass es richtig war, wenn kürzlich¹⁾ gesagt wurde, dass dieser Blumenbach'schen Forderung

¹⁾ Siehe: Brock im „Biolog. Centralblatt“ Bd. VIII, p. 497. 1888.

heute ebensowenig genügt werden könnte, als es damals möglich war. Sollte nun aber dennoch eine solche geheime Sympathie-Maschinerie zwischen den Theilen des Körpers und den Keimzellen vorhanden sein, durch welche es bewirkt würde, dass jede Veränderung der Ersten sich in den Letzteren gewissermaassen in einer andern Sprache abphotographirten, dann würde diese wunderbare Maschinerie sicherlich in ihren Wirkungen wahrnehmbar und dem Experiment zugänglich sein. Nicht jeder Körper fällt zu Boden, wenn er seines Stützpunktes beraubt wird, der Luftballon, die Wasserstoff-Seifenblase steigen vielmehr empor, aber die Schwerkraft, da sie vorhanden ist, lässt sich dennoch durch den Versuch nachweisen, trotz dieser scheinbaren Verhüllungen ihres Daseins; so müsste auch eine Kraft für Uebertragung von Verstümmelungen auf die Keimzellen sich in ihren Wirkungen erkennen lassen, wenn man sie dem Experiment unterwirft. Jedenfalls hat man kein Recht, aus dem Nichtvorhandensein solcher Wirkungen auf das Vorhandensein einer solchen Kraft zu schliessen.

Bis jetzt aber wissen wir nichts davon, dass solche Wirkungen jemals eintreten, denn allein schon die hier mitgetheilten Versuche machen alle jene Fälle von scheinbarer Vererbung einmaliger Verletzungen beweisunkräftig.

Damit soll aber keineswegs gesagt sein, dass solche Fälle immer auf schlechter Beobachtung beruhen müssten. Um uns ganz klar darüber zu werden, möchte ich Ihnen noch zwei weitere Kategorien von Beobachtungen aufführen dürfen.

Es gibt zunächst eine ganze Reihe von Fällen scheinbarer Vererbung von Verletzungen, bei welchen in Wahrheit nicht die Verletzung oder ihre Folgen selbst vererbt worden sind, sondern nur eine besonders vulnerable Anlage des betreffenden Theils. Richter¹⁾ hat vor Kurzem darauf aufmerksam gemacht, dass geringe

¹⁾ W. Richter, „Zur Vererbung erworbener Charaktere“. Biolog. Centralblatt, Bd. VIII, p. 289. 1888.

und äusserlich unmerkliche Grade von Hemmungsbildungen häufig vorkommen, und dass sie geneigt sind, auf geringe äussere Anlässe hin zu sichtbaren Entartungen der betreffenden Theile zu führen. Da sich nun die Anlage zur Hemmungsbildung als Keimesanlage vererbt, gelegentlich auch in gesteigertem Grade, so kann also auf diese Weise der Schein entstehen, als ob die Folge der Verletzung sich vererbt hätte. Auf diese Weise erklärt Richter z. B. den oft citirten Fall von dem Soldaten, der 15 Jahre vor seiner Verheirathung das linke Auge „durch Eiterung“ verlor und dessen beide Söhne links verbildete (mikrophthalme) Augen hatten. Mikrophthalmie ist eine Hemmungsbildung; der Soldat verlor nach Richter's Auffassung sein Auge nicht blos, weil es verletzt wurde, sondern weil es von vornherein krankhaft angelegt und desshalb leichter verletzbar war; er vererbte auch nicht die Verletzung oder den Erfolg derselben auf seine Söhne, sondern die Mikrophthalmie, welche auch bei ihm der Anlage nach schon angeboren gewesen war, bei den Söhnen aber von vornherein schon und ohne nachweisbaren äussern Anstoss zur Verbildung des Auges führte. Hierher möchte ich auch den Fall rechnen, welchen Darwin noch in den letzten Jahren seines Lebens für die Vererbung erworbener Eigenschaften geltend machte und welcher „die Vererbung einer durch Frostbeulen bewirkten Missbildung des Daumens zu beweisen scheint“. Einem Gentleman war in den Knabenjahren von der Kälte die Haut beider Daumen bösartig aufgesprungen, womit sich irgend eine Hautkrankheit verband. Seine Daumen schwollen stark an und blieben für lange Zeit in diesem Zustande. Als sie heilten, waren sie verunstaltet, und die Nägel blieben nachmals für immer seltsam schmal, kurz und dick. Zwei seiner Kinder hatten „ähnlich missbildete Daumen“, und auch in der folgenden Generation zeigten sich bei zwei Töchtern „missbildete Daumen an beiden Händen“. Zu einem sicheren Urtheil zwar ist dieser, wie fast alle solche Fälle, viel zu ungenau bekannt, aber man wird doch daran denken dürfen, wie ungleich die Empfänglichkeit

der Haut für die Wirkungen der Kälte, also gewissermaassen ihre Vulnerabilität nach dieser Richtung hin bei verschiedenen Individuen ist, wie leicht und stark manche Kinder von Frostbeulen befallen werden, wie schwach und vorübergehend dagegen andere. Zuweilen kommen beiderlei Kinder in ein und derselben Familie vor, und die grosse oder geringe Neigung zur Frostbeulen-Bildung fällt zusammen mit der verschiedenen Beschaffenheit der Haut, in welcher die Einen dem Vater, die Andern der Mutter nachgeschlagen sind. Bei dem Vater des Darwin'schen Falles ¹⁾ war offenbar hochgradige Vulnerabilität der Daumenhaut angeboren, und diese wird sich vererbt haben, und bei den betreffenden Nachkommen vielleicht schon sehr früh und auf geringfügige Kältewirkungen hin zu ähnlichen Missbildungen des Daumens geführt haben, wie sie der Vater durch starke Einwirkung von Kälte in höherem Grade besessen hatte.

Die letzte Kategorie von Fällen, welche ich hier ins Auge fassen möchte, betrifft solche Beobachtungen, bei denen zwar die Verletzung des Elters feststeht, bei welchen auch eine der Verletzung ähnliche Missbildung beim Kinde aufgetreten ist, bei welchen aber eine genaue Untersuchung zeigt, dass die

¹⁾ Der betreffende Fall ist nicht von Darwin selbst beobachtet, sondern demselben von einem Herrn J. P. Bishop von Perry in Nordamerika mitgeteilt worden (siehe Kosmos, Bd. IX, p. 458). Abgesehen davon, dass eine Sicherheit dafür, dass der betreffende Vater nicht etwa eine angeborene Missbildung des Daumens besessen hat, mangelt, fehlen auch alle genaueren Zeitangaben über die Erkrankungszeit der Daumen, sowie über die Zeit, in welcher bei Kindern und Enkeln die „Missbildung“ der Daumen zuerst beobachtet wurde; ob schon bei der Geburt, oder erst später. Auch müssten Abbildungen der Daumen von einer eingehenden Kritik gefordert werden. Ich würde wegen dieser ungenügenden thatsächlichen Unterlage den Fall gar nicht angeführt haben, wenn es mir nicht zur Erläuterung des Gedankens passend erschienen wäre. Dass damit grade die richtige Erklärung dieses Falles getroffen wäre, soll durchaus nicht behauptet werden. Es könnte sehr wohl auch eine angeborene Missbildung der Daumen vorgelegen haben, die der Betreffende im höheren Alter — als er bereits Kinder und Enkel besass und ihm die Abnormität der Daumen bei diesen auffiel — längst vergessen hatte.

Missbildung bei Elter und Kind sich in Wahrheit gar nicht entsprechen.

Dahin rechne ich einen Fall, der erst in diesem Jahre bekannt geworden ist, und zwar durch einen Anthropologen und Arzt, der ihn so genau und gut als möglich beobachtet und in seiner Vorgeschichte festgestellt hat. Herr Dr. Emil Schmidt war es, welcher auf der diesjährigen Anthropologen-

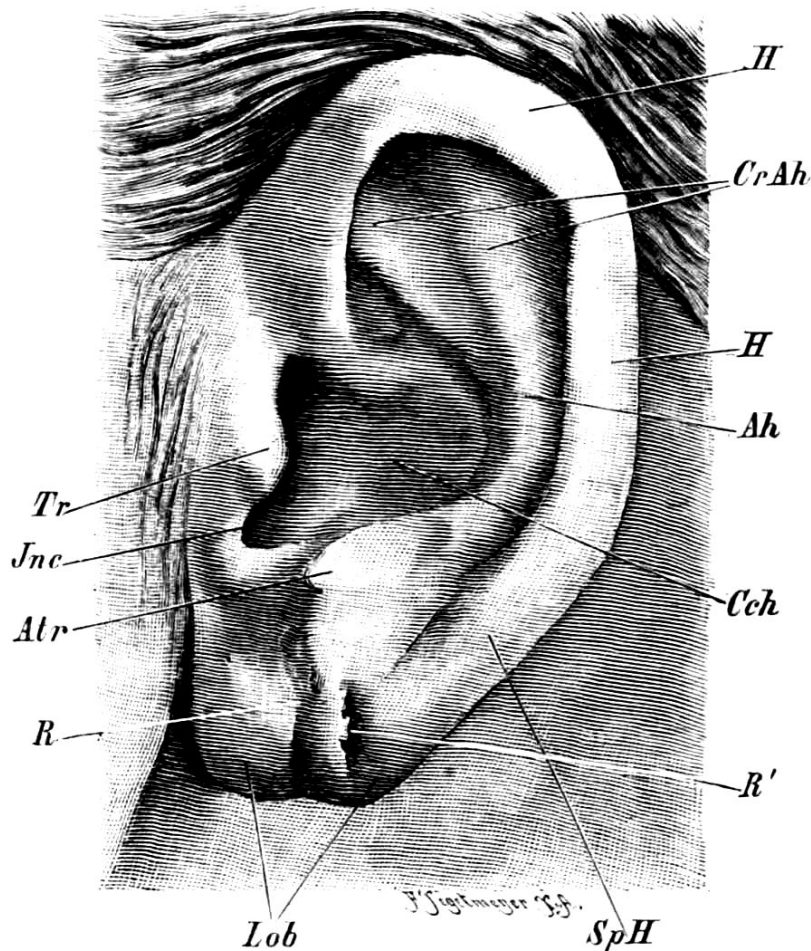


Fig. 1.

Versammlung zu Bonn einen Fall mittheilte, der in der That auf den ersten Blick durchaus zu beweisen scheint, dass künstlich erzeugte Verbildungen des menschlichen Ohrs sich vererben können. Da mir das ganze über diesen Fall gesammelte Material von Herrn Dr. Schmidt in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt wurde, so war ich in der Lage, eine genauere Prüfung dieses Falles vornehmen zu

können, als sie sonst in den meisten Fällen möglich ist, und ich gehe um so lieber im Näheren auf ihn ein, als er mir für die Geschichte der menschlichen Irrungen in diesen Dingen von principieller Wichtigkeit zu sein scheint.

In einer sehr achtungswerthen und in Bezug auf ihre Angaben durchaus zuverlässigen Familie besitzt die Mutter auf der einen Seite ein gespaltenes Ohrläppchen (Fig. 1, *Lob*).

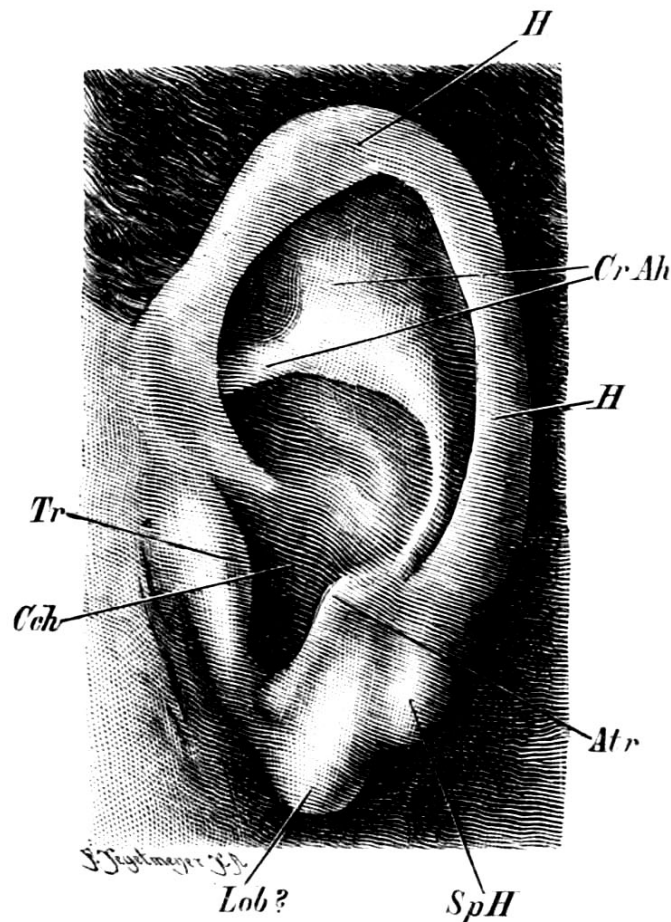


Fig. 2.

Sie erinnert sich sehr bestimmt, dass ihr in einem Alter von 6—10 Jahren beim Spielen von einem andern Kind der Ohrring ausgerissen worden war, und dass die Wunde spaltförmig heilte, so dass später im hintern Theil des Ohrläppchens ein neues Loch für den Ohrring gestochen werden musste. Sie bekam später sieben Kinder, und von diesen hatte das zweite — jetzt ein Mann — auf der „gleichen Seite wie die Mutter ein gespaltenes“ Ohrläppchen (Fig. 2, *Lob* und *SpH*). Ob die

Mutter vor der Verletzung des Ohrs etwa schon eine angeborene Missbildung des Ohrs an sich trug, ist zwar unbekannt, ist aber sehr unwahrscheinlich, erstens nach dem heutigen Aussehen des Ohrs und zweitens desshalb, weil angeborene Spaltung des Ohrläppchens bis jetzt überhaupt noch nicht beobachtet worden ist. Die Eltern der Mutter hatten keine Missbildung des Ohrs. Der Schluss scheint unvermeidlich, dass hier wirklich eine Vererbung der künstlichen Spaltung des Ohrläppchens vorliegt.

Urtheilen wir aber nicht zu rasch, sondern betrachten zuvor die Abbildungen der beiden Ohren, wie sie nach einer Photographie hier wiedergegeben sind. Zunächst fällt auf, dass die Missbildung am Ohr des Sohnes ganz anders aussieht, als an dem der Mutter. Das Ohrläppchen der Letzteren ist ganz normal gebildet, breit und wohl entwickelt, und zeigt nur in der Mitte seiner Fläche die senkrechte vernarbte Rinne (R), die von der Verletzung herrührt, und dahinter eine zweite künstliche Durchbohrung für den Ohrring (R^1). Das Ohrläppchen des Sohnes dagegen ist winzig klein, ja man könnte behaupten, dass es ganz fehlte. Eine Spaltung desselben ist nach meiner Auffassung überhaupt nicht vorhanden, denn die viel höher stehende hintere Ecke des Ohrs ($Sp\ H$) ist kein Theil des Ohrläppchens, wie man denken könnte, sondern das untere Ende des Ohrrandes, des sogenannten Helix (H). Wenn man aber auch etwa über die Deutung dieser Theile anderer Meinung sein könnte, so bleibt doch ein Umstand zu berücksichtigen, der mir gradezu entscheidend zu sein scheint, und der die Deutung dieser Missbildung als Vererbung einer Verletzung gradezu ausschliesst.

Vergleicht man nämlich die beiden Ohren miteinander, das der Mutter mit dem des Sohnes, so wird es nicht nur dem Anatomen, sondern jedem künstlerisch gebildeten Auge sofort auffallen, dass dieselben in ihrer Gestalt im Ganzen, wie in allen Einzelheiten gänzlich verschieden sind. Der Ohrrand (Helix H) ist bei der Mutter oben sehr breit abgerundet, beim Sohn schmal und spitz, die

sogenannte Crura Anthelicis (*Cr Ah*) sind bei der Mutter völlig normal gebildet mit tiefer Einsenkung dazwischen und nach oben auseinander weichend, während sie beim Sohne kaum angedeutet sind durch eine kleine und seichte Einbuchtung. Sie laufen auch bei ihm nicht nach oben, sondern fast grade nach vorn, was Alles dem Ohr ein ganz anderes Aussehen verleiht. Auch die Concha (*Cch*) ist völlig verschieden gestaltet bei Mutter und Sohn, und der tiefe Einschnitt im untern Theil des Ohrs, die sogenannte Incisura intertragica (*Inc*), ist beim Sohn fast grade nach abwärts gerichtet, während er bei der Mutter die gewöhnliche schräg nach vorn ziehende Richtung hat. Kurz, Alles an den beiden Ohren ist so verschieden, als es bei den Ohren zweier Menschen überhaupt nur sein kann.

Dies heisst nun aber offenbar nichts Anderes, als dass der Sohn gar nicht das Ohr seiner Mutter besitzt, sondern wahrscheinlich das seines Vaters oder Grossvaters. Leider sind Vater und Grossvater schon vor langer Zeit gestorben, so dass sich darüber keine Sicherheit mehr gewinnen lässt. In jedem Falle ist es nicht das Ohr der Mutter, welches der Sohn besitzt, und es wäre wohl sehr gewagt, wollte man annehmen, der Sohn habe zwar das Ohr vom Vater, aber die Missbildung des Ohrläppchens von der Mutter geerbt, eine Missbildung, die, wie mir wenigstens unzweifelhaft scheint, noch dazu eine ganz andere ist, als die Rissnarbe bei der Mutter. — Ich nannte diesen Fall einen prinzipiell interessanten, und zwar desshalb, weil er recht deutlich zeigt, einmal wie schwer es ist, selbst in einem relativ so günstig liegenden Fall das zu sicherer Beurtheilung desselben unumgänglich nothwendige Material zusammen zu bekommen, und dann vor Allem, wie sorgfältig die Abnormität selbst verglichen und geprüft werden muss, wenn man nicht zu ganz falschen Schlüssen geführt werden will. Das ist bis jetzt wohl recht selten so gewissenhaft geschehen, als es nothwendig ist, man hat sich meist damit begnügt, festzustellen, dass beim Kind eine Abnormität an demselben Theil vor-

handen ist, der beim Elter durch Verletzung missbildet worden war. Wenn aber von Vererbung einer Verstümmelung geredet werden soll, so muss vor Allem gezeigt werden, dass die Missbildung des Kindes der Verstümmelung des Elters auch wirklich entspricht.

Desshalb sind die Beobachtungen aus älterer Zeit meist ganz unbrauchbar.

Wie leicht man getäuscht werden kann, hätte ich vor Kurzem beinahe an mir selbst erlebt.

In einer mir befreundeten Familie machte mich der Vater — um mich von der Vererbbarkeit von Verletzungen zu überzeugen — auf eine lineare Narbe an seinem linken Ohr aufmerksam, die vom obern Rande des Helix an auf dem hintern Schenkel des Anthelix eine Strecke weit hinabliefe und demselben das Ansehen eines ziemlich scharfen und schmalen Kammes verlieh. Die Narbe rührte von einem Schlägerhieb her, den der Betreffende während seiner Studienzeit erhalten hatte. Seltsamerweise wies das linke Ohr seines fünfjährigen Töchterchens eine ganz ähnliche Bildung auf; der hintere Knoten des Anthelix bildete auch hier einen ziemlich scharfen und schmalen Kamm, wie beim Vater; nur die Narbe fehlte. Das rechte Ohr des Kindes aber zeigte diese auffallende Bildung nicht. Ich gestehe, dass ich von diesem Thatbestand im ersten Augenblick recht frappirt war, allein das Räthsel löste sich bald und einfach. Ich bat den Vater, mir auch sein rechtes Ohr zu zeigen, und siehe da: dieselbe zugeschärfte Form des hintern Schenkels des Anthelix, wie am linken Ohr! Nur die Narbe fehlte, welche am linken Ohr die Erhebung des betreffenden Theils noch mehr verschärfte. Wir hatten es also mit einer individuellen Eigenthümlichkeit der Ohrbildung des Vaters zu thun, die sich auf das eine Ohr des Kindes übertragen hatte, nicht aber mit der Vererbung einer Verletzung.

So werden sich viele der angeblichen Beweise für eine Vererbung von Verletzungen als blos scheinbare auflösen lassen. Dass dies bei allen gelingen würde, ist deshalb nicht zu erwarten, weil die Untersuchung in den meisten Fällen

eine unvollständige bleiben muss, weil besonders die betreffenden Theile der Vorfahren gar nicht oder nur ungenügend herbeigezogen werden können. Daher kommen denn auch von Zeit zu Zeit immer wieder neue derartige „Beweise“ zum Vorschein, bei denen stets etwas, und meist recht viel fehlt, um ein vollgültiges Urtheil zu gestatten. Aber man wird zugeben müssen, dass auch die grösste Zahl von halben Beweisen noch keinen einzigen ganzen gibt. Man wird aber auch umgekehrt behaupten dürfen, dass ein einzelner, wenn auch sehr wohl konstatirter Fall vom Zusammentreffen einer Verletzung beim Elter mit einer ähnlichen Missbildung beim Kind noch durchaus kein Beweis für die Vererbung von Verletzungen ist. Nicht jedes „post hoc“ ist schon ein „propter hoc“. Nichts macht dies anschaulicher, als der Vergleich zwischen den „Beweisen“ für die Vererbung von Verletzungen, welche heute noch Geltung beanspruchen, und den Beweisen für jenen bis in die Mitte dieses Jahrhunderts hinein aufrechterhaltenen Glauben an das sog. „Versehen“ in der Hoffnung befindlicher Frauen. Viele von diesen Berichten über sogenannte „Versehen“ sind eitel Ammenmärchen und beruhen auf allerhand nachträglichen Erfindungen und Kombinationen. Es lässt sich aber durchaus nicht in Abrede stellen, dass es einzelne ganz gute und richtige Beobachtungen gibt, in welchen irgend ein Merkmal des Kindes in frappanter Weise an einen tiefen psychischen Eindruck erinnert, durch welchen die Mutter während der Entwicklung des Kindes erschüttert wurde. So wurde mir von glaubwürdiger Seite folgender Fall mitgetheilt. Ein bekannter medizinischer Schriftsteller unserer Tage verletzte sich am Unterschenkel über dem Knöchel durch ein fallendes Messer. Seine im dritten Monat befindliche Frau, die dabei stand, erschrak darüber, und das später geborene Kind hatte an derselben Stelle über dem Knöchel ein ungewöhnliches Hautmal. Man hat es jetzt fast vergessen, wie zäh sich diese Vorstellung vom „Versehen“ noch bis gegen die Mitte dieses Jahrhunderts auch in der Wissenschaft erhielt, aber man braucht nur das verbreitetste deutsche Lehrbuch

der Physiologie aus den dreissiger Jahren, dasjenige von Burdach zur Hand zu nehmen, um sich davon zu überzeugen. Nicht nur werden eine Menge von „beweisenden“ Einzelfällen vom Menschen und sogar von Thieren (Kuh und Hirsch) mitgetheilt, sondern es wird auch versucht, eine theoretische Erklärung des angenommenen Vorgangs zu geben. Dies wird durch folgendes kleine Wortspiel zu Stande gebracht: „Die Phantasie beeinflusst die Funktion der Organe“; die Funktion des Embryo aber ist der „Bildungstrieb, also kann sich dieser Einfluss (der mütterlichen Phantasie) auch nur in Bildungsabweichungen kund geben“. So kommt Burdach durch Vertauschung des Begriffes der Funktion mit dem des Werdens der Organe zu dem Schlusse, dass „gleichnamige Organe von Mutter und Frucht in solcher Uebereinstimmung“ stünden, dass bei Verletzung der Ersteren eine ähnliche „Veränderung der Bildung in den Letzteren entstehen kann“. Es scheint mir für die Beurtheilung der hier behandelten Frage von der Vererbung von Verstümmelungen nicht ohne Nutzen, sich zu vergegenwärtigen, dass die Lehre vom „Versehen“ noch vor Kurzem mit dem Anspruch auf wissenschaftliche Berechtigung auftrat und ihre „Beweise“ in wissenschaftliche Formen einkleidete. Lesen wir doch bei Burdach selbst den genauen Nachweis, dass solche heftige seelische Erschütterungen, wie sie das Versehen bedingen, nicht nur auf eine, sondern auf mehrere succesiv geborene Kinder ihren Einfluss ausüben können, und zwar mit abnehmender Stärke. „Eine junge Frau erschrak in ihrer ersten Schwangerschaft über ein Kind mit einer Hasenscharte und ängstigte sich fortdauernd mit der Vorstellung, dass ihr Kind ebenso missstaltet sein würde. Sie gebär ein Kind mit vollkommener Hasenscharte, später eins mit gespaltener Oberlippe, dann ein drittes mit einem rothen Streifen auf der Oberlippe.“

Was kann man solchen „Beweisen“ gegenüber sagen? Vielleicht und wahrscheinlich mit Recht, dass der sonst als tüchtiger Physiologe angesehene Burdach in diesen Dingen etwas leichtgläubig war. Allein es liegen eben auch Fälle

vor, an deren Genauigkeit kein Zweifel möglich ist. Ich erinnere Sie nur an einen solchen, der von keinem Geringeren herrührt, als von unserm berühmten Embryologen Karl Ernst von Bär¹⁾. „Eine Frau wurde durch einen in der Ferne sichtbaren Brand sehr beunruhigt, weil sie die Flamme in die Gegend ihrer Heimath versetzte. Da diese 7 Meilen entfernt war, so dauerte es lange, bis man sich hierüber Gewissheit verschafft hatte, und diese lange Ungewissheit wirkte auf die Phantasie der Frau ein, so dass sie lange nachher noch versicherte, stets die Flamme vor dem Auge zu haben. 2—3 Monate nach dem Brande wurde sie von einer Tochter entbunden, welche einen rothen Fleck auf der Stirn hatte, der nach oben spitz zulief in einer Form einer auflodernden Flamme; er wurde erst im 7. Jahre unkenntlich.“ Bär fügt noch hinzu: „Ich erzähle diesen Fall, weil ich ihn zu genau kenne, da er meine eigene Schwester betrifft, und weil die Klage über die Flamme vor den Augen vor der Entbindung geführt und nicht etwa erst nachher die „Ursache“ der sonderbaren Bildung beim Kinde in den Eindrücken gesucht wurde, welche die Mutter früher getroffen hatten.“

Hier haben wir also einen vollkommen sichern Fall; der Name Bär's bürgt uns für seine absolute Genauigkeit. Warum hat nun die Wissenschaft trotzdem, besonders seit den betreffenden Darlegungen Bergmann's und Rudolf Leuckart's²⁾, die ganze Lehre vom Versehen verworfen und endgültig aus der Wissenschaft entfernt? Nun, aus vielen und entscheidenden Gründen, die schon von Andern geltend gemacht sind und die ich nicht alle hier wiederholen will: zunächst offenbar desshalb, weil unsere gereifere Einsicht in die Physiologie des Körpers uns einen solchen kausalen Zusammenhang zwischen besondern Zeichen des Kindes und,

¹⁾ Siehe „Handwörterbuch der Physiologie“ von Rud. Wagner; Artikel „Zeugung“ von Rud. Leuckart.

²⁾ Siehe „Lehrbuch der Physiologie“ von Burdach, Bd. II, p. 128, 1835—1840.

wenn ich mich kurz so ausdrücken darf, „korrespondirenden“ psychischen Eindrücken der Mutter als eine unstatthafte Annahme erscheinen lässt. Dann aber vor Allem, weil ein einziges solches Zusammentreffen von einer Vorstellung der Mutter mit einer Abnormität des Kindes noch keinen Beweis für einen ursächlichen Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen abgibt.

Genau derselbe Grund muss nun auch gegen alle diejenigen Beweise für die vermeintliche Vererbung von Verstümmelungen geltend gemacht werden, bei welchen wirklich ein Zusammentreffen einer Verstümmelung des Elters mit einer angeborenen und korrespondirenden Missbildung des Kindes festgestellt ist. So will ich auch nicht bezweifeln, dass unter den vielen Tausenden von Studirten, deren Gesicht von sog. „Schmissen“ geziert ist, auch einmal einer sich befinden könnte, dessen Sohn an der nämlichen Stelle ein Muttermal hat, an welcher beim Vater die Narbe sich befindet. Es kommen ja mancherlei Muttermäler vor, warum nicht auch einmal eins grade an dieser Stelle und grade von der Gestalt einer Narbe?

Dann hätten wir also einen Fall, wie ihn sich die Anhänger der Lehre von der Vererbung erworbener Eigenschaften längst gewünscht haben, einen Fall, von dem sie meinten, er würde allein schon genügen, um das ganze Gebäude der Gegner über den Haufen zu werfen!

Aber inwiefern wäre denn ein solcher Fall, wenn er wirklich nachgewiesen würde, mehr im Stande, die behauptete Art der Vererbung zu erweisen, als jener von v. Bär erzählte Fall die Behauptung vom Versehen?

Ich meine, in der ganz ausserordentlichen Seltenheit solcher Fälle liegt ein starker Hinweis darauf, dass es sich um ein zufälliges Zusammentreffen handelt, nicht um ein kausales. Könnten wirklich Schmissee vererbt werden, so müssten wir erwarten, solchen der väterlichen Narbe korrespondirenden Muttermälern sehr häufig zu begegnen, in nahezu allen Fällen nämlich, in denen der Sohn oder die Tochter die Gesichts-

bildung des Vaters geerbt hat. Dann müssten wir wirklich bei der jetzt herrschenden Mode eines Theils unserer Studierenden, sich das Gesicht mit einer möglichst grossen Zahl solcher Linien zu tätowiren, für die Schönheit der nächsten Generation ernstlich besorgt sein.

Ich habe vom „Versehen“ gesprochen, weil ich Ihnen daran zeigen wollte, wie noch in unsern Tagen bedeutende und scharfsinnige Naturforscher an einer Vorstellung festhielten und Beweise für dieselbe zu haben glaubten, die heute von der Wissenschaft gänzlich und, wie wir glauben, für alle Zeit verlassen ist. Es besteht aber auch ausserdem ein recht genauer Zusammenhang zwischen dem „Versehen“ und der Vererbung von Verletzungen, ja sie werden sogar zuweilen miteinander verwechselt.

In einer populären naturwissenschaftlichen Zeitschrift, die ich übrigens für diesen Fehlschuss eines Korrespondenten nicht verantwortlich machen will, konnte man noch im vorigen Jahre folgenden Fall als einen Beweis für die Vererbung von Verletzungen angeführt finden: „Im November 1864 brach ein trächtiges Merinoschaf das rechte Vorderbein und zwar ungefähr 2" oberhalb des Kniegelenks.“ „Der Bruch wurde geheilt und war im März, als die Mutter lammte, längst wieder geheilt. Das geborene Lamm zeigte nun an demselben Bein und genau an derselben Stelle, an welcher die Mutter dasselbe gebrochen hatte — einen 2—3" breiten Ring schwarzer Wolle.“ Wenn wir nun selbst einen „Ring schwarzer Wolle“ als eine dem „Beinbruch“ der Mutter entsprechende Bildung anerkennen wollten, so wäre der Fall doch unmöglich als Vererbung einer Verletzung deutbar, sondern höchstens als ein Fall von „Versehen“, denn es wird ausdrücklich angegeben, dass das Mutterschaf bereits trächtig war, als es das Bein brach; die heutige Wissenschaft aber lehrt uns, dass mit der Copulation von Ei und Samenzelle die virtuelle Vererbung abgeschlossen ist ¹⁾; was aus der Eizelle werden wird, das ist

¹⁾ Siehe V. Hensen, „Physiologie der Zeugung“. Leipzig 1881.

mit dieser Copulation bestimmt, das Individuum mit allen seinen Einzelanlagen ist damit gegeben.

Solche Geschichtchen, wenn sie als „merkwürdige That-sachen, welche die Vererbung von Verletzungen beweisen“ sollen, aufgeführt werden, verdienen wohl die Geringschätzung, mit welcher sie von Kant und von His behandelt wurden, oder auch die scherzhafte Erwiderung, welche ich grade diesem Falle vom Lämmlein mit dem schwarzen Ring am Bein zu Theil werden liess, indem ich erwiderte: „Wie schade, dass die schwarze Wolle nicht in Form von Buchstaben angeordnet war, welche zusammen die Inschrift bildeten: »Zum Andenken an den Beinbruch meiner werthen Frau Mama«!“

Die Märchen vom „Versehen“ und von der Vererbung von Verletzungen und Verstümmelungen hängen eng zusammen und können beide vor der heutigen Wissenschaft nicht mehr bestehen. Man kann Niemand verhindern, an solche Dinge zu glauben, aber eine Berechtigung, als wissenschaftliche Thatsachen oder auch nur als wissenschaftliche Probleme zu gelten, haben beide, wie mir scheint, heute nicht mehr. Das erste Märchen liegt bereits seit den vierziger Jahren in der wissenschaftlichen Rumpelkammer; das andere, denke ich, können wir heute eben dahin verweisen, ohne befürchten zu müssen, dass es später wieder daraus hervorgeholt werden möchte.

Ich brauche aber nicht besonders zu sagen, dass mit einer unnachsichtlichen Verwerfung einer Vererbung von Verletzungen keineswegs nun auch die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften überhaupt schon entschieden ist. Wenn auch ich selbst mich immer mehr in der Ansicht bestärkt finde, dass eine solche nicht existirt und dass wir die Erscheinungen, welche uns die Umwandlung der Arten darbieten, ohne die Hülfe dieser Hypothese zu erklären suchen müssen, so bin ich doch weit entfernt, dieses Problem damit für endgültig gelöst zu halten, dass die Vererbung von Verletzungen ins Reich der Fabel verwiesen werden könnte. Aber so viel scheint mir in der That damit gewonnen zu sein, dass die

einigen Thatsachen, welche direkt eine Vererbung erworbener Eigenschaften zu beweisen schienen, damit beseitigt sind, und dass somit dieser Hypothese der einzige feste Boden entzogen wird, auf welcher sie fussen konnte. Wir werden uns in Zukunft nicht mehr mit jedem neuen sogenannten „Beweis“ für eine Vererbung von Verletzungen herumzuschlagen haben, sondern die weitere Forschung kann sich auf das Gebiet concentriren, auf welchem die Entscheidung über das Lamarck'sche Princip liegt: auf die Erklärung der beobachteten Umwandlungs-Erscheinungen.

Können sie, wie ich es glaube, ohne Zuhülfenahme dieses Principis erklärt werden, dann haben wir kein Recht, eine Vererbungsform anzunehmen, die wir nirgends als existirend nachweisen können, und nur wenn gezeigt werden könnte, dass wir ohne diese Annahme durchaus und für immer nicht ausreichen werden, dürfen und müssen wir sie annehmen. Ich kann die Sachlage nicht besser kennzeichnen, als indem ich auf den obigen Vergleich vom Schiff nochmals zurückkomme! Wir sehen es mit vollen Segeln dahinfahren, wir können weder Räder noch Schraube an ihm entdecken, und soweit wir mit unsern kurzsichtigen Augen urtheilen können, ist auch kein Kamin vorhanden, oder sonst ein Zeichen, welches auf eine im Innern verborgene Dampfmaschine schliessen liesse. So haben wir sicherlich kein Recht, auf die Anwesenheit einer solchen und auf ihre Betheiligung an der Bewegung des Schiffes zu schliessen, es sei denn, dass diese Bewegungen derartige sind, dass sie unmöglich aus der Wirkung von Wind, Strömung und Steuer allein erklärt werden können. Nur wenn die Erscheinungen der Bewegung der organischen Formenreihen sich als unerklärbar herausstellen ohne die Hypothese einer Vererbung erworbener Eigenschaften, nur dann werden wir berechtigt sein, dieselbe anzunehmen.



ÜBER DEN
RÜCKSCHRITT IN DER NATUR¹⁾.

FREIBURG IM BREISGAU 1886.

¹⁾ Nach einem im Januar 1886 in der „Akademischen Gesellschaft“ zu Freiburg i. Br. vor gemischtem Zuhörerkreis gehaltenen Vortrag.



Wenn von der Entwicklung des Thier- und Pflanzenreichs gesprochen wird, so denkt man wohl meistens an eine vom Niedern zum Höhern gerichtete und ununterbrochen voranschreitende Entwicklung. Dies trifft aber nicht zu; im Gegentheil spielt der Rückschritt dabei eine sehr bedeutende Rolle, und fassen wir die Erscheinungen der Rückbildung scharf ins Auge, so gestatten sie uns fast noch mehr als diejenigen der Fortbildung zu den Ursachen hinabzudringen, welche die Umwandlungen in der lebenden Natur hervorrufen. Sie sind deshalb von hohem Interesse.

Es sei mir gestattet, gleich mit einem bestimmten Beispiel zu beginnen, und an der Hand desselben den Leser in die Erscheinungen und Fragen, um welche es sich hier handelt, einzuführen. — Es gibt, wie Jedermann weiss, Vögel, welche nicht fliegen können, und unter ihnen auch solche, welche eigentliche Flügel überhaupt nicht besitzen. Dahin gehört der sogenannte „Waldstrauss“ Neuseelands, der Kiwi-Kiwi, wie ihn die Eingebornen nennen. Schon bei oberflächlicher Betrachtung des Thieres hat man das Gefühl, als ob etwas Wesentliches an ihm fehle, es macht etwa den Eindruck eines Menschen ohne Arme, denn die Flügel fehlen ihm. An der Stelle, an welcher sie sitzen sollten, ist nichts von ihnen zu sehen; glatt und schlicht hängt das haarähnliche Federkleid am Körper herab, man bemerkt keine Spur einer vorderen Gliedmasse. Warum hat nun wohl dieser Vogel keine Flügel?

Vor nicht gar langer Zeit würde man diese Frage für beantwortet gehalten haben durch den Hinweis auf die Lebensweise des Thieres. Der Kiwi lebt in den Wäldern, aber nicht auf Bäumen, sondern am Boden, wo er sich bei Tage in Erdlöchern verbirgt, bei Nacht aber vorsichtig und scheu auf seine Nahrung ausgeht, die in Insekten und Würmern besteht. Er braucht also nicht zu fliegen, um seine Nahrung zu finden, und auch Feinde braucht er unter den einheimischen am Boden lebenden Thieren nicht zu fürchten, da Neu-seeland ausser zwei Fledermausarten überhaupt keine Säugethiere besitzt. Man würde also früher geantwortet haben: der Kiwi sei ohne Flügel erschaffen worden, weil er nicht zu fliegen brauche. Heute, wo wir an einer Schöpfung in dem alten kindlichen Sinn nicht mehr festhalten können, wo wir wissen, dass die Thiere und Pflanzen einer jeden Epoche unserer Erdgeschichte nicht plötzlich aus dem Nichts entstanden sind, sondern sich aus älteren Arten entwickelt haben, befriedigt eine solche Antwort nicht mehr. Mit unserem heutigen Wissen lässt sich die Vorstellung einer plötzlichen Erschaffung der Dinge nicht mehr vereinigen; der Urquell alles Seins kann nicht den augenblicklichen Zustand der Dinge, wie sie jetzt gerade sind, durch sein „Werde“ hervorgerufen haben, vielmehr nur die Kräfte, gebunden an die Materie, welche durch ihr Aufeinanderwirken diese ganze Welt des ewigen Wechsels hervorzauberten, werdende und vergehende Sonnensysteme so gut, als werdende und vergehende Arten irdischer Thiere oder Pflanzen. Für uns ist der Kiwi nicht aus dem Nichts erschaffen, sondern er hat sich aus anderen Thierarten entwickelt, die vor ihm gelebt haben, und zwar aus anderen Vogelarten. Die Vögel aber haben sich aus eidechsenartigen Reptilien entwickelt. Da diese nun nicht bloss Hinterfüsse, sondern auch Vorderfüsse besaßen, so müssen auch die Vögel ursprünglich alle solche gehabt haben, Vorderfüsse, die aber bei ihnen sich zu Flügeln umwandelten. Die Vorfahren des Waldstrausses müssen also Flügel besessen

haben, und es fragt sich, warum der Waldstrauss sie verloren hat.

Dass er sie wirklich verloren hat, dass seine Vorfahren sie besaßen, wissen wir ganz bestimmt, denn heute noch trägt er kleine Flügelstummel verborgen unter seinem Federkleid. Wenn er sie auch in keiner Weise mehr gebrauchen kann, so zeigen sie uns doch noch vollkommen deutlich alle wesentlichen Theile des Vogelflügels, ja sie tragen sogar noch einige kurze, krumme Federn, welche in ihrem starken Schaft ganz an ächte Schwungfedern erinnern.

Die nächste Ursache, warum die Flügel des Kiwi-Kiwi so vollständig rudimentär geworden sind, muss nun offenbar darin gesehen werden, dass dieselben für ihn, so wie er heute im Uebrigen gebaut ist und lebt, nutzlos sein würden. Insoweit wäre also die obige Antwort im Recht, welche sagt, der Vogel habe deshalb keine Flügel, weil er nicht zu fliegen brauche. Er ist in der That vollkommen für das Leben am Boden gebaut. Seine kurzen, aber gewaltigen Beine und Füße dienen ihm zum Aufscharren des Erdreichs, zum Graben von Höhlen unter dem Wurzelwerk grosser Bäume und erlauben ihm zugleich mit der Geschwindigkeit und Geräuschlosigkeit einer Ratte davonzurennen, wenn er von den Eingebornen oder von einem der wenigen Raubvögel der Insel verfolgt wird. Dabei verweist ihn sein langer, feinfühler Schnabel fast ausschliesslich auf die Nahrung, welche er in der Erde finden kann, hauptsächlich auf Würmer. Er sticht mit dem Schnabel in den weichen und feuchten Waldboden nach Art der Schnepfen, und holt mit grosser Sicherheit und Geschicklichkeit die Würmer aus ihm hervor.

Zu der Zeit also, als sich die Art bildete, war sie bereits an den Boden gebunden und hatte keinen Grund, ihn zu verlassen, und diesen Lebensbedingungen hat sich denn auch der Körper angepasst, die Flügel verkümmerten. Hätte es heute erst zu geschehen, so würde es vielleicht unterbleiben, denn durch die Einwanderung des europäischen Menschen mit seinem Schiessgewehr und seinen thierischen Begleitern, der Katze und dem Hund, sind die Lebens-

bedingungen des Kiwi erheblich verändert worden. Flügel würden jetzt dem wehrlosen Vogel von grossem Nutzen sein. Nun sind sie aber einmal verloren gegangen, und der Kiwi wird wohl schon in kurzer Zeit ebenso vollständig ausgerottet sein, als die riesigen Strausse, die Moas, welche Neuseeland noch zu Menschengedenken bewohnten und deren über 12 Fuss hohe Skelette wir jetzt in den Sammlungen anstaunen.

Dadurch also, dass die flügelbesitzenden Vorfahren des Kiwi sich mehr und mehr dem Leben am Boden der Wälder anpassten, kamen sie auch mehr und mehr in die Lage, ihrer Flügel nicht mehr zu bedürfen, und wir werden mit der Annahme nicht irre gehen, dass diese immer vollständigere Vernachlässigung der Flügel, diese durch lange Generationsreihen hindurch fortgesetzte Enthaltung vom Flug eine Rückwirkung auf das Flugorgan selbst ausgeübt, den Flügel allmählig kleiner gemacht und ihn schliesslich auf das unscheinbare Anhängsel zurückgebracht habe, welches wir heute beim Kiwi vorfinden.

Wir können auch verstehen, warum die Verkümmernng beim Kiwi einen höheren Grad erreicht hat, als beim Strauss, denn dieser bedient sich der Elügel noch, wenn auch nicht zum Fliegen, so doch zur Beförderung seines eiligen Laufes durch die Steppen und Wüsten Afrika's. Dem Kiwi aber ist ein so pfeilschnelles Dahinjagen über weite Flächen schon durch das Waldesdickicht untersagt, in welchem er lebt. Kurze, aber mit schönen grossen Federn besetzte Flügel, wie sie der Strauss besitzt, würden ihm beim Durchschlüpfen durch Busch und Gestrüpp nur hinderlich, jedenfalls in keiner Weise nützlich gewesen sein. So sind denn seine Flügel beinahe vollständig verkümmert und von der äusseren Bildfläche des Vogels ganz verschwunden.

Die Strausse sind übrigens nicht die einzigen Vögel, deren Flügel bis zu einem gewissen Grad rückgebildet sind; auch unter den Wasservögeln finden wir einzelne Arten, die allzu schwer und plump geworden sind, um sich noch in die Luft erheben zu können, und auch bei diesen, z. B. beim Pinguin, sind die Flügel als Flugorgane gänzlich ausser Thätigkeit

gesetzt. Wenn aber auch nicht mehr zum Fliegen, so werden sie doch zum Rudern im Wasser gebraucht und sind dementsprechend nicht vollständig verkümmert wie beim Kiwi, sondern nur viel kleiner als bei fliegenden Vögeln, und durch dichte Bekleidung mit kurzen, schuppenartigen Federn einer Fischflosse ähnlich.

Schon an diesen wenigen Beispielen lässt sich erkennen, dass die Zweckmässigkeit in der lebenden Natur nicht bloss darin sich kundgibt, dass neu entstehende Theile zweckmässig gebildet werden, d. h. in einer solchen Weise, dass sie aufs beste leisten können, was sie leisten sollen, sondern dass auch umgekehrt alles Ueberflüssige entfernt, dass jeder Theil wieder beseitigt wird, sobald ihn das Thier nicht mehr gebraucht. Offenbar geschieht aber diese Beseitigung nicht plötzlich und gewissermassen willkürlich, sondern allmählig und gesetzmässig, so dass wir sehr häufig die Zwischenstufen zwischen dem noch voll entwickelten Organ und seinem vollständigen Fehlen beobachten können.

Solche Rückbildungen früher wichtiger Theile treten aber nicht nur hier und da in der Natur auf, sondern sie sind überaus häufig, ja sie fehlen bei keinem höheren Thier und lassen sich bei vielen derselben in grosser Zahl nachweisen. Es muss ja auch so sein, wenn die heutigen höheren Thiere aus früheren niederen hervorgegangen sind, da letztere unter ganz verschiedenen Bedingungen und Verhältnissen lebten, folglich auch vielfach andere Theile und Organe besaßen, die im Laufe der Zeiten entweder umgewandelt wurden oder aber verkümmerten und gänzlich verschwanden. Wäre die Natur nicht im Stande, das Schwinden überflüssiger Organe zu bewirken, so würde der grösste Theil der Artumwandlungen überhaupt nicht vor sich gegangen sein können, denn die einmal vorhandenen, aber überflüssig gewordenen Theile des Thieres würden den anderen in Thätigkeit befindlichen im Wege gestanden und ihre Ausbildung gehemmt haben, ja, hätten alle Theile, die die Vorfahren besaßen, beibehalten werden müssen, so würde schliesslich ein Monstrum von Thier

entstanden sein, ein gar nicht mehr lebensfähiges Ungeheuer. Der Rückschritt überflüssig gewordener Theile ist also Bedingung des Fortschritts.

Wenn wir nun die nächste Ursache, warum ein Theil im Laufe der Artentwicklung schwindet, darin gefunden haben, dass derselbe nicht mehr gebraucht wird, so werden wir zunächst weiter fragen, wie es denn kommen kann, dass ein Theil, der bisher unentbehrlich zum Leben war, nun nicht mehr gebraucht wird. Offenbar kann dies nur dadurch geschehen, dass die Bedingungen, unter welchen das Thier lebt, andere werden. Wenn ein Vogel, der bisher seine Nahrung auf Büschen und Bäumen suchte, am Boden des Waldes so reichliche Nahrung entdeckt, dass er davon allein besser als früher leben kann, so wird er sich jetzt mehr und mehr an das Leben auf dem Boden gewöhnen und immer weniger mehr auf Büsche und Bäume fliegen. Dadurch allein schon wird er unter ganz andere Lebensbedingungen versetzt sein, als die waren, unter welchen er früher lebte; er wird nun das Fliegen nicht mehr nöthig haben, wird deshalb zuerst weniger als früher und in späteren Generationen gar nicht mehr fliegen. Dabei braucht sich der Wald, in dem er lebt, das Klima, die Thierwelt, die ihn umgibt, nicht geändert zu haben, es genügt, dass er selbst eine neue Gewohnheit angenommen hat.

Aehnlich verhält es sich mit Thieren, die ihren ursprünglichen Wohnort verlassen. Auch dadurch können sie in wesentlich andere Lebensverhältnisse gerathen, die unter Umständen ein Organ überflüssig machen, welches bisher zum Leben ganz unentbehrlich gewesen war. Wenn z. B. eine Thierart, die bisher im Licht lebte, in dunkle, gänzlich lichtlose Aufenthaltsorte auswandert, so kann sie ihre Augen nicht mehr gebrauchen, und wir finden dementsprechend ganz allgemein, dass solche Arten ihre Augen mehr oder weniger vollständig eingebüsst haben.

Das ist z. B. der Fall bei den sogenannten Höhlenthieren. In den Krainer Tropfsteinhöhlen lebt in grosser

Zahl der blinde Molch, Proteus, leben blinde Asseln, blinde Flohkrebse, blinde Insekten und Schnecken; in der Mammuthöhle in Kentucky findet sich neben anderen blinden Thieren auch ein blinder Fisch und ein blinder Flusskrebs. Es bedarf eigentlich nicht erst eines Beweises, dass diese Arten von sehenden Vorfahren abstammen, da man ja weiss, dass die betreffenden Höhlen nicht von Ewigkeit her existiren, dass also die in ihnen lebende Thierwelt vom Lichte her eingewandert sein muss, aber bei manchen von ihnen kann man auch den direkten Beweis führen, denn sie besitzen noch Andeutungen der früher vorhanden gewesenen Augen. So liegt beim Olm und bei dem blinden Fisch der Kentucky-Höhle ein kleines, unvollkommenes und zum Sehen nicht mehr brauchbares Auge unter der Haut, und bei dem blinden Flusskrebs sind zwar die Augen selbst völlig geschwunden, nicht aber die beweglichen Stiele, auf welchen sie früher sasssen.

Höhlen sind übrigens nicht die einzigen lichtlosen Aufenthaltsorte von Thieren; auch in tiefen Brunnen und vor Allem auf dem Grund des Meeres und der Seen herrscht vollkommene Dunkelheit. Wir verdanken Professor Forel in Morges die ersten Angaben darüber, wie tief das Licht ins Wasser eindringt. Photographische Platten wurden bei Nacht in eine bestimmte Tiefe versenkt und nun dort, befestigt an einem Schwimmer, ein- oder mehrmals vierundzwanzig Stunden der Wirkung des etwa noch bis zu ihnen hinabdringenden Lichtes ausgesetzt. Forel fand auf diese Weise, dass selbst in dem krystallklaren Wasser des Genfer Sees das Licht im Winter, wo das Wasser am reinsten ist, nicht bis zu 100 Meter Tiefe hinabdringt, im Sommer nicht einmal bis zu 50 Meter. Neuere Untersuchungen von Fol und Sarasin, die mit vervollkommeneten Apparaten und mit noch empfindlicheren photographischen Platten angestellt wurden, rückten indessen die Grenze, bis auf welcher das Licht in den Genfer See eindringt, bis zu 170 Meter hinab. In dieser Tiefe findet an hellen Tagen etwa eine Beleuchtung statt, wie wir sie in

einer sternklaren, aber mondlosen Nacht zu sehen gewohnt sind. Erst unterhalb 170 Meter herrscht völlige Finsterniss, und dort finden wir denn auch bis zur grössten Tiefe unserer Seen (300 Meter) einige blinde Thiere, z. B. eine blinde Assel und einen Flohkrebs. Im Meere liegt die Lichtgrenze vermöge der mangelnden Trübung des Wassers viel tiefer, nämlich in 400 Meter, da indessen das Meer, wie wir jetzt wissen, bis in Tiefen von 4000 Meter hinab noch von Thieren bewohnt wird, so ist also ein ungeheures dunkles Wohngebiet vorhanden, aus welchem denn auch zahlreiche blinde Thiere hervorgezogen worden sind, blinde Fische, blinde Krebse aller Ordnungen, blinde Schnecken und Würmer, lauter Formen, deren nächste Verwandten aus der beleuchteten Meereszone Augen besitzen.

Auch Thiere, die in selbstgegrabenen Gängen im Boden leben, haben meist verkümmerte oder gar keine Augen. So sind die Regenwürmer augenlos, während ihre Verwandten in der Oberflächenzone des Meeres meistens Augen besitzen, zum Theil sogar Augen von erstaunlich hohem und complicirtem Bau. Der gewöhnliche Maulwurf besitzt zwar noch Augen, wenn auch nur winzige, unter dichtem Haarbesatz ganz versteckt liegende, aber in Afrika gibt es Maulwürfe, die ganz augenlos und also vollständig blind sind.

Es könnten noch viele Beispiele angeführt werden, die alle zeigen, dass Thiere, die keine Gelegenheit haben, zu sehen, ihre Augen einbüssen. Was aber für die Augen gilt, das gilt für alle Organe; die Erfahrung lehrt uns, dass jedes Organ, welches nicht mehr gebraucht wird, sich zurückbildet und schliesslich ganz verloren geht.

Interessante Belege dafür besitzen wir auch an den übrigen Sinnesorganen, obwohl die Fälle seltener sind, in welchen dieselben gänzlich ausser Gebrauch gesetzt werden. So haben die Cöcilien oder Blindwühlen, tropische Amphibien von Wurm- oder Schlangengestalt, die in der Erde leben, nicht nur die Augen, sondern auch das Gehör eingebüsst! Sie besitzen weder ein Trommelfell, noch eine Paukenhöhle,

und wenn auch das im Innern des Schädels verborgene Gehörbläschen noch vorhanden ist, so ist doch der Hörnerv verkümmert, der zu ihm hinlaufen und es mit empfindenden Elementen versehen sollte. Diese Thiere hören also durchaus nichts! Es muss wohl für sie im Innern der Erde werthlos gewesen sein, zu hören, sonst würde das Organ nicht verkümmert sein¹⁾. Ersatz für Gehör und Gesicht leistet ihnen ihr ganz ungewöhnlich stark ausgebildetes Geruchsorgan; sie haben von allen Wirbelthieren die feinste Nase.

Auch von Verkümmern des Geruchsorgans durch Nichtgebrauch kennen wir Beispiele. So haben die Wale und Delphine das so hoch entwickelte Geruchsorgan der übrigen Säugethiere verloren, bald mehr, bald weniger vollständig; im Wasser ist dasselbe eben nutzlos.

Nicht immer geht der Rückbildungs-Prozess bis zum vollständigen Verschwinden des Organs fort. Bei den Sinnesorganen allerdings wird dies wohl immer der Fall sein, weil diese nicht zu irgend einem anderen Gebrauch umgewandelt

¹⁾ Ich habe den obigen Passus stehen lassen, obschon wir jetzt wissen, dass er irrig ist und auf unsrer unvollkommenen Kenntniss der Anatomie der Blindwühlen beruhte, die in der schlechten Conservirung der wenigen Exemplare dieser Thiere ihren Grund hatte, welche den Untersuchungen zweier unserer besten Forscher zu Gebot gestanden hatten. Neue Untersuchungen der Herren Sarasin haben ergeben, dass das Gehörorgan der Cöcilien keineswegs rückgebildet, sondern im Gegentheil sehr stark entwickelt ist. Der Hörnerv ist sehr wohl ausgebildet und im innern Ohr findet sich eine sog. macula acustica mehr, als bei verwandten Thieren. Ja, die Thiere haben sogar ausser dem gewöhnlichen Gehörorgan im Schädel noch Hülfsgehörorgane in der Haut, indem die sog. „Seitenorgane“, welche bei Fischen und Amphibien vorkommen, ein Gehörsteinchen enthalten und Gehörorgane sind.

Nach unsrer heutigen Kenntniss werden wir also sagen müssen, dass nicht nur das Riechorgan, sondern auch das Gehörorgan der Blindwühlen hoch entwickelt wurde „als Compensation für das Verkümmern der Augen“. Verhältnisse, unter welchen das Gehör nutzlos würde, scheinen demnach überhaupt nicht vorzukommen. — Vergl. Sarasin, „Ergebnisse zoologischer Forschungen auf Ceylon“, Heft 4, 1890.

W. 1892.

werden können, aber sonst kommt es nicht selten vor, dass das schwindende Organ noch in irgend einer anderen, als der ursprünglichen Weise für das Thier nutzbar gemacht werden kann und dann bleibt es auf einer gewissen Stufe der Rückbildung stehen, wie z. B. der oben erwähnte Flügel des Straussen, oder es wird ausserdem noch in einer gewissen Weise verändert und umgewandelt, d. h. für seine neue Funktion brauchbarer gemacht, wie der zu einem Wasserruder umgewandelte Flügel des Pinguin.

Wie tief aber solche Rückbildungsprozesse in Folge von Nichtgebrauch in die Entwicklungsgeschichte der Arten eingreifen, das kann an keinem Beispiel besser gezeigt werden als an dem der Schmarotzer.

In sehr vielen Thiergruppen gibt es einzelne Gattungen oder auch ganze Familien, ja selbst ganze Ordnungen, welche auf Kosten anderer Thiere, von deren Blut oder sonstigen Säften leben, ohne sie doch nach Art der Raubthiere zu tödten. Dies sind die Schmarotzer. Manche von ihnen besuchen nur zeitweise, wenn sie Hunger empfinden, ihren unfreiwilligen Wirth, und verlassen ihn wieder, wenn sie sich gesättigt haben, andere aber haben ihren festen Wohnsitz auf oder in ihm und verlassen ihn erst mit ihrem Tode. Besonders zahlreich sind die Schmarotzer in der grossen Klasse der Würmer, aber fast ebenso häufig kommen sie auch in einer anderen, noch grösseren Klasse von Thieren vor, in der der Krebse oder Crustaceen. Die meisten Krebsarten sind zwar frei schwimmende oder laufende Bewohner des Wassers, vor Allem des Meeres und ernähren sich theils von Pflanzen, theils von lebenden oder todten Thieren, aber fast in allen Ordnungen der Krebse gibt es auch Schmarotzer, und diese zeigen uns in auffallender Klarheit die Wirkungen des Nichtgebrauchs durch Parasitismus.

Man braucht nur in irgend einer Hafenstadt Europa's den Fischmarkt zu besuchen und die grösseren Fische zu durchmustern, so wird man nicht selten auf ihrer Haut einzelne zolllange gegliederte Thiere festgeklammert finden, die

eine gewisse Aehnlichkeit mit Kellerasseln haben. Es sind dies Schmarotzerasseln, welche sich vom Blute der Fische ernähren. Sie gehören nicht zu den vollkommen sesshaften Schmarotzern, sondern verlassen von Zeit zu Zeit ihren Wirth, um einen anderen aufzusuchen.

Sie zeigen nun schon deutlich die Wirkungen des Parasitismus. Alle ihre Beine sind kurz, da sie nicht mehr zum Schwimmen, sondern vorwiegend zum Anklammern benutzt werden, und auch die Sinnesorgane sind einigermassen zurückgebildet, da ein Schmarotzer sie nur wenig mehr braucht. Ein Krebs, der vom Raube anderer Thiere lebt, muss freilich seine Beute womöglich schon von weitem her erkennen, und dazu braucht er gute Augen und feine Spürorgane, wie sie bei den Krebsen auf den Fühlern angebracht sind; ein Schmarotzer aber, wenn er erst einmal auf seinem Wirth angeklammert fest sitzt, verlässt denselben nicht so leicht wieder, und wenn er es thut, so ist ein anderer Wirth bald gefunden, denn die Fische leben ja meist in Mehrzahl beisammen. So finden wir denn bei diesen Fischasseln Augen und Fühler klein und unansehnlich.

Das ist aber nur der erste Grad der Rückbildung, die um so weiter fortschreitet, je sesshafter der Schmarotzer wird. Zu derselben Krebs-Ordnung der Asseln gehört auch die Familie der Binnen-Asseln oder Entonisciden, deren Arten alle im Innern von anderen Krustern, besonders von Taschenkrebse schmarotzen. Sie wechseln den Wirth nicht, ja bewegen sich nicht einmal von der Stelle innerhalb derselben, sondern wo sie sich einmal festgesetzt haben, da bleiben sie während ihres ganzen Lebens sitzen. Eingesenkt in die Leber ihres Wirths, saugen sie dessen Säfte, wachsen enorm, produciren Tausende und aber Tausende von Eiern und sterben endlich. Es leuchtet ein, dass bei einer solchen Lebensweise viele Theile, welche für das freie Leben im Meere bei ihren Vorfahren nothwendig waren, jetzt nicht mehr gebraucht werden, und also der Rückbildung verfallen sein werden. In

der That ist bei ihnen diese Rückbildung in einem so hohen Grad eingetreten, und der ganze Bau des Thieres dadurch dermaassen verändert worden, dass es schwer fällt, in einer solchen Binnenassel das Krebssthier überhaupt noch zu erkennen. Die so charakteristische Gliederung des Körpers in Ringel oder Segmente ist gänzlich verschwunden, und an Stelle des harten Hauptpanzers ist eine dünne und weiche Haut getreten. Dabei hat sich der Körper wurmförmig in die Länge gestreckt, hat sonderbare zipfelförmige Anhänge bekommen zur Aufbewahrung der Eiermassen und ist farblos geworden, wie bei allen im Dunkeln lebenden Thieren. Alle diese Veränderungen lassen sich leicht begreifen. Die Segmentirung des Körpers vermittelt bei den Krebsen die Beweglichkeit desselben, das harte Hautskelett aber dient zum Ansatz der Muskeln. Aber auch die Augen und Fühler fehlen vollständig; das Thier lebt ja im Dunkeln, und zu spüren gibt es auch nichts, nachdem es sich einmal festgesogen hat. Auch sämtliche Mundtheile, die bei den übrigen Asseln so wohl ausgebildeten Kiefer sind spurlos verschwunden, ebenso wie sämtliche Beine, von denen bei den übrigen Asseln sieben Paare an der Brust stehen und sechs am Hinterleib. Nicht minder reducirt sind die inneren Organe, mit einziger Ausnahme der Eierstöcke, welche enorm vergrössert sind, so dass man fast glauben könnte, das Thier sei nichts als ein einziger grosser Eiersack.

Man wird nun aber fragen, woher wir denn wissen, dass dieses wurmförmige sonderbare Wesen ein Krebssthier und zwar eine Assel ist? Darauf ist zunächst zu antworten, dass wir viele andere Schmarotzerasseln kennen, bei denen die Rückbildung nicht so weit geht wie bei dieser, und die eine ziemlich zusammenhängende Uebergangsreihe bilden von der vorhin erwähnten Fischassel zur Binnenassel. Noch sicherer aber und bestimmter wird die Abstammung der Binnenassel von frei lebenden Asseln dadurch bewiesen, dass die Jungen derselben noch vollständige Asseln sind mit Augen und Fühlern, mit gegliedertem Körper, mit Mundkiefen und

vielen Beinpaaren, kurz in allen wesentlichen Theilen freien Asseln gleich gebildet. Diese jungen Binnenasseln leben auch wirklich frei. Sie müssen es ja, wenn ihre Art nicht aussterben soll; denn wie sollte ein Mutterthier einer Binnenassel von dem ursprünglichen Wirth auf einen neuen gelangen können, da es keine Bewegungsorgane besitzt? Und doch muss die Art immer wieder neue Wohnthiere ausbeuten können, da die alten mit der Zeit sterben. Es verlassen also die jungen Binnenasseln in vollkommener Asselgestalt die Mutter, bohren sich aus dem Wirth, dem Taschenkrebs, heraus und schwimmen nun frei im Meer herum, so lange, bis sie einen anderen Taschenkrebs gefunden haben, in den sie sich einbohren, um nun in rascher Folge eine ganze Reihe von Rückbildungen durchzumachen, die sie zu jener sonderbaren, wurmförmigen Gestalt umwandeln, die wir zuerst kennen gelernt haben. Gewiss ist diese so weitgehende Rückbildung nicht auf einmal erlangt worden, sondern erst im Laufe zahlloser Generationen und zahlreicher Arten. Die ersten parasitischen Asseln lebten ohne Zweifel nach Art der heutigen Fischasseln aussen auf der Haut ihrer Wirthe, dann folgten etwa solche, die in inneren Höhlen des Körpers, in der Athemhöhle, der Darmhöhle sich festsetzten. Bei diesen wird die rückschreitende Umwandlung ihres Körpers schon stärker gewesen sein und sie wird sich immer mehr gesteigert haben, je mehr die Schmarotzer sich in die inneren Organe selbst einzusenken im Stande waren. Die Binnenassel ist nicht einmal der extremste Fall von Rückbildung, der bei parasitischen Krebsthieren vorkommt. Es gibt Krebse, bei welchen nicht nur die Beine, Fühler und Augen, sowie die Gliederung des Körpers verloren geht, sondern auch der ganze Kopf, ja der Magen und Darm und die Mundöffnung; bei welchen die Nahrung durch sonderbare wurzelartige Schläuche aufgenommen wird, welche das Blut des Thieres aufsaugen, so dass dasselbe ohne Verdauung direkt zur Ernährung des Schmarotzers verwendet werden kann. Das Beispiel der Binnenassel aber lässt schon zur Genüge erkennen, eine wie mächtig umgestaltende Wirkung der Nicht-

gebrauch von Theilen auf den gesammten Organismus einer Art ausüben kann.

Wenn wir nun auf diese Weise die Einsicht gewonnen haben, dass der Nichtgebrauch eines Theiles stets begleitet wird von dem allmäligen, im Laufe sehr zahlreicher Generationen eintretenden Schwund desselben, so liegt die Vermuthung nahe, es möchte dieser Schwund die direkte Folge des Nichtgebrauchs sein, das Verkümmern des betreffenden Organs möchte unmittelbar dadurch hervorgerufen sein, dass dasselbe nicht mehr in Thätigkeit versetzt wird. Wirklich hat man die Sache bisher so aufgefasst, und auf den ersten Blick scheint diese Vorstellung auch ganz annehmbar, ja sogar recht wahrscheinlich.

Ist es doch eine allbekannte, wenn auch nicht gerade genau studirte Thatsache, dass Theile, welche viel benutzt werden, stark und kräftig werden, solche aber, die nur selten oder gar nicht in Thätigkeit treten, verkümmern, schwach und klein werden. Wir können durch fleissiges Turnen die Muskeln unserer Arme bedeutend kräftiger und massiger machen, als sie vorher waren, und umgekehrt verlieren unsere Arme die frühere Kraft, wenn sie nie in stärkerem Maasse angestrengt werden. Die Gymnastiker des Cirkus zeigen uns am besten, zu welcher erstaunlicher Fülle und Kraft die Muskulatur des Menschen durch Uebung gebracht werden kann, und umgekehrt lassen manche Handwerke, die mit stetem Sitzen und mit Mangel kräftiger Bewegungen verbunden sind, sehr deutlich den erschlaffenden Einfluss des Nichtgebrauchs erkennen. Noch bestimmter spricht der Versuch: nach Durchschneidung des Muskelnerven entartet der betreffende Muskel, da er nun nicht mehr in regelmässige Thätigkeit versetzt werden kann, und auch Drüsen entarten, wenn sie mittelst Durchschneidung ihrer Nerven ausser Funktion gesetzt werden. Man darf ganz allgemein den Satz aufstellen, dass ein Organ durch seine normale Thätigkeit gekräftigt, durch anhaltende Unthätigkeit aber geschwächt wird. Wie das etwa kommen mag, braucht hier nicht erörtert zu werden, ist auch noch

nicht ganz vollständig klargelegt; es genügt zu wissen, dass dem so ist.

Wenn wir nun als sicher annehmen dürfen, dass Nichtgebrauch eines Organs dasselbe schon im Verlauf des Einzel Lebens der Verkümmernng entgegenführt, was liegt dann näher, als das allmälige, im Laufe der Generationen eintretende Schwinden nicht mehr gebrauchter Theile bei einer Art einfach durch die Annahme zu erklären, dass die verkümmernde Wirkung des Nichtgebrauchs sich von einer Generation auf die andere übertrage, sich auf diese Weise steigere und so schliesslich zur gänzlichen Beseitigung des Theils führe? Wenn auch die Wirkung des Nichtgebrauchs im Laufe jedes Einzellebens nur eine sehr geringe wäre, so müsste sie sich doch im Laufe der Generationen summiren, das Organ müsste immer mehr von seiner Höhe herabsinken, immer schwächer und kleiner werden, bis schliesslich nichts mehr von ihm übrig wäre!

So einleuchtend diese Erklärung nun auch aussieht, so kann sie doch nicht die richtige sein, denn es gibt zahlreiche Thatsachen, die unvereinbar mit ihr sind.

Zunächst setzt sie schon etwas voraus, was zwar oft behauptet aber noch niemals erwiesen worden ist: die Vererbung erworbener Eigenschaften.

Wohl wissen wir, dass sämmtliche körperliche und geistige Eigenschaften von den Eltern auf die Kinder übergehen können, die Farbe der Augen und des Haares, die Form und Grösse der Fingernägel, ja, wie Jedermann weiss, jene kleinsten und undefinirbaren körperlichen und geistigen Eigenheiten, welche die Aehnlichkeit der Gesichtszüge, der ganzen Körperhaltung, des Ganges, der Handschrift, des milden und versöhnlichen, oder des heftigen und aufbrausenden Temperamentes bedingen. Aber alle diese Eigenschaften besaßen die Vorfahren schon vermöge ihrer Keimesanlagen, mögen sie früher oder später zur Entwicklung gelangt und in verschiedener Stärke oder Combination bei ihnen vorhanden gewesen sein. Solche Eigenschaften aber, die der Vorfahr erst

im Laufe seines Lebens durch äussere Einwirkungen „erworben“ hat, kann er nicht vererben. Der Verlust eines Fingers vererbt sich nicht auf die Nachkommen; alle die tausendfachen Fähigkeiten, welche durch Uebung einzelner Theile oder auch des gesammten Körpers erworben werden, sind nur Errungenschaften für die eigene Person; nichts davon überträgt sich auf die Nachkommen. Noch niemals ist es erhört worden, dass ein Kind von selbst lesen gekonnt hätte, obwohl doch seine beiden Eltern ihr ganzes Leben hindurch sich diese Kunst fest und fester eingeübt haben. Nicht einmal das Sprechen können unsere Kinder von selbst, und hier haben nicht nur die Eltern, sondern eine unendlich lange Reihe von Vorfahren ihr Gehirn und ihre Sprechwerkzeuge fort und fort geübt und vervollkommnet. Es ist jetzt als sicher festgestellt zu betrachten, dass Kinder civilisirter Völker, wenn sie in der Wildniss und gänzlich ausser der Gemeinschaft der Menschen aufwachsen, keine Spur einer Sprache hervorbringen. Ich brauche mich dabei nicht blos auf jene unverbürgte Erzählung zu beziehen, nach welcher ein persischer König den grausamen Versuch angestellt haben soll, etwa zwanzig neugeborene Kinder miteinander aufziehen zu lassen, ohne dass denselben jemals ein menschliches Wort zu Gehör kommen konnte. Keines von ihnen soll irgend etwas wie ein Wort hervorgebracht, alle dagegen das Meckern einer Ziege, mit der sie zusammenlebten, mit Virtuosität nachgeahmt haben. Aehnliches wird auch von allen jenen sicher bekannten Fällen berichtet, in welchen halb oder ganz herangewachsene Menschen in völlig wildem Zustand in den Wäldern aufgefunden wurden, wie solche bis in das vorige Jahrhundert hinein in Deutschland, Frankreich, England und Russland zu verschiedenen Malen vorgekommen sind. Beinahe alle sollen Töne hervorgebracht haben, die denen bestimmter wilder Thiere ähnlich waren, mit denen sie zusammen lebten, keiner aber auch nur eine Spur von menschlichen Worten.

Wenn man sich recht lebhaft vorstellt, wie überaus stark

und unausgesetzt die Uebung ist, welche wir dem Sprechen während unseres ganzen Lebens widmen, sei es, dass wir wirklich sprechen, sei es, dass wir nur still für uns denken, und wenn man dabei erwägt, dass trotz dieser unausgesetzten Uebung, wie sie seit Jahrtausenden auf alle menschlichen Gehirne und Sprachorgane eingewirkt hat, sich dennoch die Kunst zu sprechen nicht im allergeringsten Grad erblich befestigt hat, so wird man geneigt sein, darauf allein hin schon stark zu bezweifeln, dass im wahren Sinn erworbene Eigenschaften jemals vererbt werden können. Das stimmt auch vollkommen mit theoretischen Ansichten über die Grundlage des Vererbungsvorganges, wie sie mir wenigstens als die einzig haltbaren erscheinen.

Wenn aber die Resultate der Uebung eines Organs sich nicht vererben, dann müssen auch die der Nichtübung, des Nichtgebrauchs auf das Individuum beschränkt bleiben. Ist das aber der Fall, dann kann auf diesem Weg unmöglich eine Steigerung in der Rückbildung eines Organs im Laufe der Generationen eintreten, und dann müssen wir die ganze vorhin gegebene Erklärung für die allmälige Verkümmierung eines Organs durch Nichtgebrauch für irrig halten. Wir werden uns also nach einer anderen und besseren Erklärung umsehen müssen; und wir finden sie — wenn ich nicht irre — in der Kehrseite der Naturzüchtung.

Was ich damit meine, wird sogleich klar werden. Bekanntlich versteht man seit Ch. Darwin und Alfred Wallace unter dem Worte „Naturzüchtung“ jenen Prozess der Auslese, welchen die Natur selbst, ohne menschliche Nachhülfe, dadurch vornimmt, dass stets viel mehr Individuen geboren werden, als am Leben bleiben können, und dass unter ihnen stets nur die Besten erhalten bleiben. Die Besten sind aber hier diejenigen, welche die beste Organisation besitzen, welche — wie wir sagen — ihren Lebensbedingungen am besten „angepasst“ sind. Da nun diese im Laufe einer grösseren Zahl von Generationen allein übrig bleiben und allein sich vermehren, so übertragen sie auch ihre Eigen-

schaften allein auf Nachkommen und die schlechteren Eigenschaften der weniger gut ausgerüsteten Individuen sterben aus. Die folgende Generation wird also im Ganzen aus besser organisirten Individuen bestehen als die vorhergehende, und die Steigerung der vortheilhaften Eigenschaften muss so lange von Generation zu Generation weitergehen, bis die überhaupt erreichbare grösste Vollkommenheit wirklich erzielt ist. Soweit sind ja wohl diese Vorstellungen auch einem weiteren Leserkreis nichts Neues mehr, sie sind so oft in den verschiedensten populären Büchern und Zeitschriften dargelegt worden, dass ich wohl annehmen darf, sie mit vorstehenden Worten jedem meiner Leser wieder voll zum Bewusstsein gebracht zu haben.

Was nun aber für das Thier als Ganzes gilt, das gilt auch für jeden einzelnen Theil, denn von der Güte der einzelnen Theile hängt ja die Gesamtleistung des Thieres ab. Es kann also jeder Theil durch diese fortgesetzte Auslese zu möglichst hoher Vollkommenheit emporgeführt werden. Auf diese Weise, und auf diese Weise allein vermögen wir zu begreifen, wie Alles, auch das Kleinste an Thieren und Pflanzen, so wunderbar zweckentsprechend eingerichtet ist, vermögen wir die Entwicklung der Organismenwelt aus den bekannten Kräften der Natur allein abzuleiten.

Wenn nun diese Ansicht richtig ist, wenn wirklich die Zweckmässigkeit der lebenden Wesen in allen ihren Theilen auf dem Vorgang der Naturzüchtung beruht, dann muss diese Zweckmässigkeit auch durch dasselbe Mittel erhalten werden, durch welches sie zu Stande gekommen ist, und sie muss wieder verloren gehen, sobald dieses Mittel, die Naturzüchtung in Wegfall kommt. Mit diesen Folgerungen aber haben wir die Erklärung dafür gefunden, warum Theile, welche überflüssig geworden sind und nicht mehr benutzt werden, nothwendig von der Höhe ihrer Ausbildung herabsinken und nach und verkümmern müssen.

Ein bestimmtes Beispiel wird die Sache am besten klar

machen. Denken wir uns einen Wassermolch, wie sie bei uns in jedem Frühjahr in den Sümpfen und Wassertümpeln zu finden sind, und betrachten wir seine Augen. Dieselben sind nicht sehr gross, aber doch schon sehr hoch ausgebildet, unseren eigenen Augen ganz ähnlich, und spielen eine sehr wichtige Rolle in dem Leben des Molchs, weil dieser fast allein auf die Augen angewiesen ist, um seine Beute ausfindig zu machen. Alles was sich bewegt, sieht er sogleich und schnappt danach; hätte er seine Augen nicht, so müsste er rettungslos verhungern. Diese Augen sind nun äusserst complicirte und feine Organe, die sich jedenfalls nur sehr langsam, d. h. im Laufe ganzer Erdperioden erst zu der Höhe der Organisation und Leistung emporgeschwungen haben, welche sie bei dem heute lebenden Salamander besitzen. Wir kennen zwar diese Vorfahrenreihe nicht, aber wir kennen in anderen Thiergruppen eine grosse Anzahl von Stufen der Augenentwicklung und können uns daraus ein Bild davon machen, wie etwa die allmälige Verbesserung der zuerst noch einfachen und unvollkommenen Augen stattgefunden haben mag. Der langsame, aber stetige Fortschritt nun von einem Stadium der Augengüte auf das nächst höhere ist nach unserer Vorstellung dadurch zu Stande gekommen, dass zu jeder Zeit die Augen der Thiere nicht alle ganz genau gleich, und auch nicht ganz genau gleich gut und scharf waren, sondern dass bessere und schlechtere Augen stets nebeneinander vorkamen, und dass von den Individuen jeder Generation durchschnittlich immer nur die mit besseren Augen erhalten blieben. Durch diesen Prozess der natürlichen Auslese muss aber nicht nur die Güte der Augen sich allmähig gesteigert haben, sondern sie muss auch durch ihn auf der einmal erreichten grössten Höhe erhalten worden sein.

Lassen wir nun aber eine solche Molchart in eine dunkle Höhle mit unterirdischen Wassern einwandern. Die Einwanderung wird nur langsam stattfinden, weil die Thiere sich erst den neuen Lebensbedingungen anpassen müssen, aber im Laufe der Generationen werden sie lernen, auch im voll-

ständigen Dunkel, also ohne Hülfe ihrer Augen ihre Nahrungsthier zu erkennen und zu erhaschen. Dies wird dadurch möglich werden, dass ihre übrigen Sinnesorgane, vor Allem ihre Spür- und Geruchsorgane sich schärfer ausbilden. So wird denn nach einer Reihe von Generationen in den Eingängen der Höhle eine Molchrasse entstehen, die ganz wohl im Stande ist, auch ohne jede Hülfe der Augen sich ihre Nahrung zu verschaffen, und diese Rasse wird nun tiefer in die Höhle eindringen und in absoluter Finsterniss ihr ganzes Leben ausharren können. Auf diese Weise muss es gekommen sein, dass nicht bloß die Eingänge der Höhlen, sondern dass ein meilenlanges unterirdisches Höhlensystem mit Bächen, Flüssen und Seen, wie es z. B. im Karst bei Triest vorliegt, von Thieren bewohnt wird.

Sobald nun aber bei einem solchen Höhleneinwanderer die Fähigkeit erreicht ist, ohne Hülfe der Augen sich hinlänglich Nahrung zu verschaffen, so muss auch ein Rückbildungsprozess der Augen beginnen, denn sobald dieselben nicht mehr nothwendig sind zur Existenz der Thiere, sobald stehen sie nicht mehr unter dem Einfluss der Naturzüchtung, denn nun kommt ja nichts mehr darauf an, ob die Augen ein wenig besser oder ein wenig schlechter sind. Jetzt wird also keine Auslese mehr stattfinden zwischen den Individuen mit besseren und denen mit schlechteren Augen, sondern beide werden gleich viel Aussicht haben, erhalten zu bleiben und sich fortzupflanzen. Es wird also von nun an eine Kreuzung stattfinden von Individuen mit besseren und von solchen mit schlechteren Augen, und das Resultat davon kann nur eine allgemeine Verschlechterung der Augen sein. Möglicherweise hilft dabei noch der Umstand mit, dass kleinere und verkümmerte Augen jetzt sogar ein Vorthail sein können, insofern dadurch andere, für das Thier jetzt wichtigere Organe, wie die Spür- und Geruchsorgane, sich um so kräftiger entwickeln können. Aber auch ohne dies wird das Auge, sobald es nicht mehr durch Naturzüchtung auf der Höhe seiner Organisation erhalten wird, nothwendig von ihr herabsinken

müssen, langsam, sehr langsam sogar, besonders im Beginn des Prozesses, aber unaufhaltsam.

Auf diese Weise erklären sich in einfacher Weise alle Fälle von Rückbildung, mögen sie Organe oder Arten betreffen, welche sie wollen. Der frühere Erklärungsversuch vermag das nicht, er hat seine sehr bestimmten Grenzen, jenseits deren eine Menge von Fällen liegen, welchen er rathlos gegenüber steht. Es genügt eben auch dann nicht, wenn wir annehmen dürften, erworbene Eigenschaften, wie es die Verkümmierungsergebnisse des Nichtgebrauchs sind, könnten sich vererben.

Zunächst ist es klar, dass ein Organ nur dann durch Nichtgebrauch verkümmern kann, wenn der Gebrauch auf einer wirklichen Thätigkeit desselben beruht, also auch irgend einen Einfluss auf dasselbe ausüben kann. Beim Sehen gehen chemische Veränderungen in der Netzhaut des Auges, vielleicht auch im Sehnerven vor sich, die also wegfallen, wenn das Auge niemals vom Licht getroffen wird. Beim Fliegen erfolgt ein energischer Stoffumsatz in den Muskeln, welche den Flügel bewegen, und auch dieser fällt weg, wenn nicht mehr geflogen wird. Hier also kann und muss sogar in der That ein rückbildender Einfluss auf gewisse Theile des Auges oder auf die Muskeln ausgeübt werden, wenn Nichtgebrauch eintritt. Aber wie sollte das Staubgefäß einer Blume davon beeinflusst werden, ob der Blütenstaub, den es hervorbringt, auf die Narbe einer anderen Blüte gelangt, oder nicht? Und doch wissen wir, dass zwittrige Blumen zuweilen zu der ursprünglichen Trennung der Geschlechter zurückgekehrt sind, und zwar in der Weise, dass in der einen Blüte die Staubgefäße, in der anderen die Griffel verkümmerten. Ob gerade dieser Fall bloß durch Nachlass der Auslese zu erklären ist, ob nicht aktive Naturzüchtung mitspielt, ist eine andere Frage. Verfolgen wir ihn aber weiter! Nachdem im Laufe der Artentwicklung die Staubbeutel selbst verkümmert und gänzlich geschwunden sind, bleiben doch noch ihre Stiele zurück, die nicht selten eine erhebliche Länge

und Stärke besitzen. Allmählig, aber sehr allmählig verkümmern dann auch diese, und wir finden sie bei manchen Arten noch ziemlich lang, bei anderen schon ganz kurz, bei noch anderen vollständig verschwunden und nur gelegentlich einmal in einer einzelnen Blume als Erinnerung an ihr früheres regelmässiges Vorhandensein wieder auftauchend. Der Stiel des Staubfadens wird nicht mehr gebraucht, aber wie sollte er dadurch direkt beeinflusst und zur Verkümmern gebracht werden? Sein Bau ist derselbe geblieben, der Saft circulirt in ihm wie vorher und fliesst ihm ebensogut zu als den benachbarten Blumenblättern oder dem Griffel. Von unserem Standpunkte aus erklärt sich die Sache ganz leicht, denn der blosse Stiel des Staubfadens ist völlig bedeutungslos für das Fortbestehen der betreffenden Blumenart. Naturzüchtung zieht desshalb ihre Hand von ihm ab und er verkümmert allmählig.

Noch viel klarer und einleuchtender sind aber gewisse Fälle aus dem Thierreich. Warum haben wohl die meisten unserer Hausthiere ihre ursprüngliche Färbung verloren? Offenbar zunächst aus dem Grund, weil dieselbe ihnen unter dem Schutz des Menschen von keiner oder doch nur von geringer Bedeutung ist, während sie beim freien Leben in der Wildniss zu ihrer Erhaltung meist ganz unentbehrlich ist.

Ganz ähnlich verhält es sich auch mit dem Schwinden des Haarkleides, wie es bei einigen Säugethieren eingetreten ist, für die der Besitz eines solchen von keiner Bedeutung mehr sein kann. Wale und Delphine haben eine ganz haarlose, nackte Haut, obwohl sie ohne jeden Zweifel von behaarten Vorfahren abstammen und noch jetzt an einzelnen Stellen des Körpers rudimentäre Haare in der Haut bei Untersuchung mit dem Mikroskop erkennen lassen. Offenbar kann die Beseitigung des Haarkleides nicht etwa eine direkte Folge des Nichtgebrauchs sein, denn es ist für das Gedeihen der Haare ganz gleichgültig, ob der Wärmeschutz, den sie verleihen, dem Thier nothwendig und nützlich ist, oder nicht. Aber auf indirektem Wege lässt sich die Sache leicht be-

greifen, denn sobald durch die Entwicklung einer enormen Specklage unter der Haut den Walen ein Wärmeschutz entstanden war, wie sich besser kaum einer denken lässt, wurde das Haarkleid überflüssig; Naturzüchtung kümmerte sich nicht weiter darum, und der Rückbildungsprocess nahm seinen Anfang. Wer etwa zweifeln sollte, ob nicht vielleicht die direkte Einwirkung des Wassers das Schwinden des Haares verursacht habe, der braucht sich nur die Seehunde ins Gedächtniss zu rufen, deren kleinere Arten alle einen dichten Pelz besitzen, während die grossen Arten, wie z. B. das Walross, nur noch spärliche Borsten auf der Haut tragen, weil bei ihnen eine ähnliche Specklage sich entwickelt hat wie bei den Walen, die allein schon ausreicht, um den mächtigen Körper warm zu halten.

Ein Beispiel ganz anderer Art geben uns diejenigen Thiere an die Hand, welche einen Theil ihres Körpers in Gehäusen verbergen. So stecken die Einsiedlerkrebse ihren Hinterleib in leere Schneckenschalen, die Larven der im Wasser lebenden Köcherfliegen (Phryganiden) verfertigen sich Gehäuse, in denen sie ihren langgestreckten, vielgliedrigen Hinterleib verbergen, und dasselbe thun die Raupen gewisser kleiner Schmetterlinge aus der Gruppe der Spinner, die sogenannten Psychiden. Bei allen diesen Thieren finden wir nun, dass die Haut der durch das Gehäuse geschützten Körpertheile weich ist und weisslich, d. h. ohne besondere Farben, während die aus der Schale hervorragenden Theile den gewöhnlichen harten Hautpanzer der Gliederthiere und verschiedentliche, meist lebhaftere Farben besitzen. Nun kann man ja in einem gewissen und etwas uneigentlichen Sinn sagen, der Hautpanzer der Krebse und Insekten habe die „Funktion“, die inneren weichen Theile des Thieres vor äusseren Verletzungen zu schützen, aber im wahren Sinne ist das eben keine Funktion, weil keine Thätigkeit damit verbunden ist; die Leistung des Panzers beruht einfach auf seiner gänzlich passiven Anwesenheit. Ob das Thier durch ihn gegen Stiche oder Bisse geschützt wird, oder ob solche

Bedrohungen gar nicht bis an ihn gelangen, das ist für den Panzer selbst und sein Gedeihen völlig gleichgültig; er verliert und gewinnt dabei nichts, und am allerwenigsten hängt sein Wohlbefinden davon ab, möglichst häufig von Stichen oder Bissen getroffen zu werden. Er kann unmöglich dadurch direkt zur Rückbildung veranlasst werden, dass er durch das Gehäuse solchen Angriffen ganz entzogen ist. Wenn also der Panzer in allen den drei aufgeführten Fällen sich genau so weit zurückbildet, als der Körper von dem schützenden Gehäuse bedeckt ist, so kann dies wiederum nur dadurch erklärt werden, dass für die von dem Gehäuse bedeckten Körperstellen der Panzer überflüssig und bedeutungslos wurde, und dass Naturzüchtung sich deshalb nicht mehr mit seiner Erhaltung befassen konnte.

Die schlagendsten Fälle aber liefern uns die staatenbildenden Insekten, vor allen die Ameisen. Bei diesen sind Männchen und Weibchen geflügelt und benutzen auch ihre Flügel, um sich zu gewisser Zeit des Jahres in grossen Schwärmen hoch in die Luft zu erheben. Wer hätte sie nicht schon im Sommer und Herbst auf der Spitze eines Berges oder hoch oben auf einem Aussichtsthurm angetroffen, wie sie theils fliegend die Luft erfüllen, theils aber die Mauer und Brüstung des Thurmes, die Hüte und Kleider der anwesenden Menschen bedecken. Männchen und Weibchen bilden aber nur den kleineren Theil der Bevölkerung eines Ameisenstaates, die Hauptmasse derselben wird von den Arbeiterinnen gebildet, den gewöhnlichen, gänzlich flügellosen Ameisen. Diese also haben ihre Flügel im Laufe der Artenbildung eingebüsst und zwar in Folge des Nichtgebrauchs, denn für sie ist es werthlos, sich in die Luft erheben zu können, sie würden sogar dort grösseren Gefahren ausgesetzt sein, als am Boden, ohne doch einen Vortheil dafür einzutauschen. Denn ihr Geschäft ist es, die Nahrung, das Bauholz u. s. w. herbeizuschaffen, was Alles am Boden zu finden ist, auch haben sie die Fütterung der Larven, die Sorge für die Puppen zu übernehmen, wie denn auch die

Vertheidigung ihrer Kolonie gegen einen Feind allein ihnen zufällt. Alle diese Aufgaben binden sie an den Boden, sie werden also in früheren Perioden, als sie sich allmählig aus wirklichen Weibchen herausbildeten, in dem Maasse ihre Flügel weniger gebraucht haben, als sie sich mehr und mehr ausschliesslich den genannten Lebensaufgaben widmeten. Nun könnte man ja auch hier — so scheint es — annehmen, dass durch den steten Nichtgebrauch die Flügel schon in jedem einzelnen Thier ein wenig verkümmert wären und dass dieser erste Anfang der Rückbildung sich auf die folgende Generation vererbt habe und bei dieser nun durch weiteren Nichtgebrauch einen höheren Grad erreicht habe und so fort. Dem steht aber hier eine Thatsache entgegen, die keine Umgehung oder Vermittlung zulässt: die Arbeiterinnen der Ameisen sind unfruchtbar, sie pflanzen sich nicht fort!

Es ist also unmöglich, dass sie durch den Nichtgebrauch der Flügel beim einzelnen Thier etwa hervorgerufene Verkümmernng sich auf eine folgende Generation vererben sollte. Nur auf die andere Weise können wir das Schwinden der Flügel erklären, durch Nachlass der Naturzüchtung von dem Augenblick an, in welchem die Flügel nicht mehr nöthig und nützlich waren. Man möchte vielleicht die Behauptung aufstellen, die Flügel könnten früher verloren gegangen sein, als die Fähigkeit der Fortpflanzung, allein eine solche Vermuthung müsste aus sehr bestimmten Gründen, auf deren Darlegung ich hier verzichten muss, verworfen werden. Man könnte auch vielleicht einwerfen, dass die Unfruchtbarkeit der Arbeiterinnen auch für unsere Erklärungsweise ein Hinderniss sei, allein man darf nicht vergessen, dass alle Auslese-Processe hier nicht direkt an den Arbeiterinnen, sondern an deren Eltern, den fortpflanzungsfähigen Thieren der Kolonie, ihren Ablauf nehmen. Mit anderen Worten: nicht die Arbeiterinnen selbst werden durch Naturzüchtung ausgewählt, sondern die Eltern, je nachdem sie schlechtere oder bessere Arbeiterinnen hervorbringen.

Man kann den Vorgang, der die Rückbildung eines überflüssigen Organs zu Stande bringt, vielleicht ganz passend mit dem griechischen Worte „Panmixie“ oder „Allgemein-Kreuzung“ bezeichnen, weil sein Wesen eben darin besteht, dass nicht nur diejenigen Individuen zur Fortpflanzung gelangen, welche das betreffende Organ in grösster Vollkommenheit besitzen, sondern alle, ganz unabhängig davon, ob dasselbe besser oder schlechter bei ihnen beschaffen ist.

Dieser Process der Panmixie muss eine grosse Bedeutung in der Entwicklung der Organismenwelt gehabt haben und noch besitzen, denn der Umwandlungen waren und sind unzählige und sie erfolgen keineswegs immer bloss in aufsteigender Linie, sondern — wie wir vorhin an den Schmarotzern sahen — sehr häufig auch in absteigender, und vielleicht am allerhäufigsten zugleich in beiden Richtungen, an dem einen Theil in dieser, an einem anderen in jener Richtung. Sehr häufig bedingte der Fortschritt in einer Richtung den Rückschritt in andrer. Wir selbst würden wohl kaum einen so hoch entwickelten Intellekt erhalten haben, wenn wir nicht ein bedeutendes Theil der körperlichen Vorzüge unserer Ahnen aus grauer Vorzeit aufgegeben hätten. Zeigen doch heute noch die als Jäger lebenden Naturvölker eine weit grössere Schärfe des Gehörs, Geruchsinns und des Auges, als wir sie besitzen, und das beruht sicherlich nicht bloss auf der unausgesetzten Uebung, welche diesen Organen im Einzelleben zu Theil wird, sondern es ist schon angeboren. Wir sind in dieser Beziehung durch die Civilisation herabgesunken und zwar durch Vermittlung der Panmixie, dadurch, dass die möglichst hohe Ausbildung dieser Sinnesorgane nicht mehr den Ausschlag gab über das Gedeihen des Einzelnen. Wir können heute unser Brod verdienen, ganz einerlei, wie scharf wir hören und wie fein wir riechen, ja selbst die Schärfe unseres Auges ist kein ausschlaggebendes Moment mehr für unsere Existenzfähigkeit im Ringen ums Dasein. Seit Erfindung der Brillen sind kurzsichtige Menschen kaum in irgend

einem Nachtheil in Bezug auf Erwerbsfähigkeit gegen scharfsichtige, wenigstens nicht in den höheren Gesellschaftsklassen. Darum finden wir auch so viel Kurzsichtige unter uns. Im Alterthum würde ein kurzsichtiger Soldat, gar ein kurzsichtiger Feldherr einfach unmöglich gewesen sein, ebenso ein kurzsichtiger Jäger, ja in fast allen Stellungen der menschlichen Gesellschaft würde Kurzsichtigkeit ein wesentliches Hinderniss bereitet, das Emporkommen und Gedeihen erschwert oder ganz gehindert haben. Heute ist das nicht mehr der Fall, der Kurzsichtige kann seinen Weg machen wie jeder andere, und seine Kurzsichtigkeit, soweit sie auf ererbter Anlage beruht, wird sich auf seine Nachkommen weiter vererben und so dazu beitragen, die vererbte Kurzsichtigkeit zu einer in bestimmten Gesellschaftsklassen weitverbreiteten Eigenschaft zu machen. Gewiss kann Kurzsichtigkeit auch erworben werden, aber dann vererbt sie sich nicht, wie ich wenigstens bestimmt glaube annehmen zu müssen. Nicht allein der übermässigen Anstrengung der Augen und dem steten Sehen in die Nähe verdanken wir meiner Ansicht nach die weite Verbreitung der Kurzsichtigkeit, sondern der Panmixie, dem Nachlass der Naturzüchtung nach dieser Richtung, unter deren Wirkung wir so gut stehen als alle anderen Organismen.

Es liesse sich viel darüber sagen, in wie mancherlei Beziehung die körperliche Beschaffenheit des civilisirten Menschen durch die Civilisation selbst verschlechtert worden ist und wohl auch noch weiter verschlechtert werden wird. Denken wir nur an die Zähne, bei welchen die Kunst der „Zahn-techniker“ es beinahe schon so weit gebracht hat, dass man die künstlichen Zähne den natürlichen vorziehen möchte. Jedenfalls braucht heute Niemand mehr an ungenügender Ernährung in Folge schlechter Zähne zu Grunde zu gehen, und die allerschlechteste Zahnanlage kann sich ungehindert auf eine beliebige Nachkommenzahl übertragen.

Trotzdem brauchen wir wohl nicht zu fürchten, dass das Menschengeschlecht durch die Civilisation gänzlich entarten

werde. Das Correctiv dagegen liegt in demselben Process, der das Herabsinken eines Organs von seiner ursprünglichen Höhe bewirkt, denn offenbar kann dies Herabsinken nur so lange andauern, als es die Existenzfähigkeit des Einzelnen noch nicht schädigt, sobald aber dieser Punkt erreicht ist, greift Naturzüchtung ein und verhindert ein weiteres Sinken. Oder — um bei dem gewählten Beispiel zu bleiben — so ist es wohl denkbar, dass ein immer grösserer Procentsatz von Menschen die Anlage zur Kurzsichtigkeit mit auf die Welt bringen wird, nicht aber, dass die Augengüte der menschlichen Rasse im Allgemeinen, oder auch nur eines einzelnen Volkes, oder einer bestimmten Gesellschaftsklasse noch weiter herabsinken werde, weil sie dann entscheidend für die Einzel-existenz würde, und der Besitzer ganz schlechter Augen nicht mehr die Concurrenz im Kampfe ums Dasein aushalten könnte. Wir brauchen also nicht zu fürchten, dass unsere Augen je einmal gänzlich verkümmern werden wie die Augen der Dunkelthiere oder jener Parasiten, von denen oben die Rede war: und ganz ähnlich verhält es sich mit der Herabminderung unserer Muskelkraft, unserer Wetterhärte und manchem Anderen.

Ich habe bisher nur von den körperlichen Eigenschaften gesprochen, welche durch Nichtgebrauch und dadurch eintretender Panmixie zurückgebildet werden; ganz dasselbe geschieht aber auch bei geistigen Eigenschaften. Das kann uns weiter nicht Wunder nehmen, da ja jeder geistige Vorgang durch einen körperlichen bedingt ist, da nicht nur die relative Grösse und die Complicirtheit des Gehirns den Grad von Intelligenz bedingt, sondern auch jede instinctive Handlung eines Thieres eine entsprechende Einrichtung in seinem Nervensystem voraussetzt, welche es mit sich bringt, dass auf einen bestimmten Reiz die bestimmte Handlung folgt. Wenn also Instincte bei einem Thier verkümmern in Folge des Nichtgebrauchs, so müssen vorher jene Nervenverflechtungen in seinem Gehirn verkümmert sein, welche die Instinct-handlung auslösen. Es besteht also kein principieller Gegen-

satz zwischen der Rückbildung irgend welcher Körpertheile und der von Instincten und geistigen Fähigkeiten; mit einer Rückbildung der Letzteren gehen immer körperliche Rückbildungen Hand in Hand.

So wird eine sehr starke und allgemeine körperliche Rückbildung immer auch von einer geistigen begleitet. Jene Binnen-Asseln, welche Augen und Fühler, Beine und Kauwerkzeuge verloren haben, sind auch geistig verkommen, wie sich das bei Thieren von selbst versteht, die nichts mehr zu leisten vermögen, als stille zu liegen und Nahrung einzusaugen; ihr gesamntes Nervensystem ist bedeutend reducirt.

Es gibt aber Fälle, die in interessantester Weise zeigen, dass Rückbildungen sich auch nur auf einen einzelnen Instinct beziehen können, während das Thier in seiner Gesamntform und Gesamntleistung völlig unberührt davon bleibt.

Dahin gehört z. B. der Verlust des Fluchtinstinctes bei domesticirten Thieren. Fast alle Thiere der Wildniss, Säugethiere sowohl als Vögel, besitzen den Instinct des Flüchtens, sie sind nicht nur äusserst aufmerksam auf jedes Geräusch, jeden Geruch, jeden sich bewegenden Punkt in ihrem Gesichtsfeld, sondern alle, die Räuber nicht ausgeschlossen, sind unausgesetzt auf ihre Sicherheit bedacht. Sie sind das aber nicht bloss bewusst durch Denken, sondern in vielleicht noch weit höherem Grade unbewusst, instinctiv. Ein wilder Vogel fliegt bei dem leisesten Geräusch davon, ein überraschter und zusammengekugelter Igel wartet lange, ehe er sich wieder aufrollt, um davon zu laufen, und wenn er nur den geringsten verdächtigen Ton hört, so rollt er sich sofort wieder fester zusammen. Das geschieht nicht durch Reflexion, sondern rein instinctiv in der Weise, dass durch das Hören eines Geräusches von selbst schon die Bewegung des Zusammenrollens ausgelöst wird, gewissermassen ehe das Thier noch Zeit gehabt hat, über die Bedeutung des Geräusches nachzudenken — blitzschnell, ganz so wie wir momentan das Auge schliessen, sobald irgend etwas gegen dasselbe fährt. Sicherlich beherrscht das Bewusstsein bei

den höheren Thieren diese instinctiven Bewegungen, d. h. sie können unterdrückt werden, und darauf beruht es, dass die Thiere in der Gefangenschaft sich das ewige Erschrecken und Flüchten abgewöhnen. Aber es sitzt doch tief in ihnen, und es bedarf einer langen Reihe von Generationen, die alle in Gefangenschaft gelebt haben; ehe diese natürliche Furchtsamkeit sich ganz verliert. Ich glaube, dass dies grösstentheils auf dem Nachlass der Naturzüchtung beruht, und auf einer in Folge davon eintretenden allmäligen Verkümmern dieses Instinctes. Allerdings ist es schwer zu sagen, wie weit hier nicht etwa die Gewöhnung des einzelnen Individuums mitspielt; aber es ist doch wohl als sicher anzunehmen, dass die Jungen unsrer zahmen Hühner, Gänse, Enten viel von dem Fluchtungstrieb ihrer wilden Vorfahren verloren haben und nicht wieder zur vollen Scheu der Wildheit zurückkehren würden, könnte man sie auch von Beginn ihres Lebens an unter die Führung einer wilden Mutter stellen.

Wie langsam aber diese passive Wildheit, wie man den Fluchtungstrieb nennen könnte, durch die Domestication verloren geht, sieht man z. B. an den Meerschweinchen. Erst seit der Entdeckung Südamerika's sind sie dem Haushalt des Menschen einverleibt worden¹⁾, also seit etwa 400 Jahren, und diese Zeit hat nicht ausgereicht, ihre natürliche Furchtsamkeit zu beseitigen. Bei jedem starken Geräusch schrecken sie heftig zusammen und suchen zu flüchten, auch wenn sie noch niemals in ihrem Leben eine schlechte Erfahrung gemacht haben, ja schon kurze Zeit nach der Geburt. Hier, wie bei den verschiedenen Arten von Fasanen, die in dem Hühnerhof Aufnahme gefunden haben, sind gerade die jungen Thiere die wildesten. Der Fluchtungstrieb wird also hier noch ziemlich unverkürzt vererbt, und die Zähmung muss bei

¹⁾ Nach neueren Untersuchungen scheint es doch schon etwas länger her zu sein; die Indianer sollen zur Zeit der Eroberung Perus durch die Spanier bereits Meerschweinchen als Hausthiere gehalten haben.

jedem einzelnen Individuum von Neuem beginnen. Die Zähmheit des erwachsenen Thieres ist hier noch eine „erworbene“, d. h. im Einzelleben erworbene Eigenschaft, sie ist noch nicht in die Keimesanlage übergegangen, oder besser: sie rührt noch nicht von einer Veränderung der Keimeslage her, wie sie durch Allgemein-Kreuzung allmählig eintreten muss, sondern sie entsteht ganz so, wie bei einem jung eingefangenen wilden Thier, einem Fuchs, Wolf, Fink oder einer Ratte, die sich ja alle bis zu einem gewissen Grad zähmen lassen, d. h. an das Fehlen von Feinden gewöhnen.

Interessant ist auch das Verkümmern des Instinctes der Nahrungssuche, wie er in manchen Fällen eingetreten ist. Die Aufnahme von Nahrung, und also auch der Erwerb derselben ist unentbehrlich zum Leben, und der Nahrungstrieb darf wohl der erste und ursprünglichste von allen Trieben genannt werden. Dennoch kann auch er gelegentlich ganz oder theilweise verloren gehen. Viele junge Vögel besitzen den Trieb zum Nahrungserwerb nicht mehr. Sie sperren wohl den Schnabel auf und schreien, auch verschlingen sie das Futter, das ihnen in den Mund gesteckt wird, aber es fällt ihnen nicht ein, dasselbe Futter, wenn es auf dem Boden ihres Käfigs liegt, aufzupicken; der Anblick desselben löst bei ihnen nicht den Trieb zum Fressen aus, sie haben in dieser Zeit ihres Lebens es verlernt, selbst zu fressen. Das begreift sich auch; denn sie kommen in einem noch wenig entwickelten Zustande aus dem Ei, und die Eltern füttern sie, indem sie ihnen das Futter in den aufgesperrten Schnabel stecken. So brauchten sie nicht mehr durch den Anblick der Nahrung zum Fressen angeregt zu werden, sondern nur durch das Gefühl des Bissens in ihrem Schnabel. Ein Theil ihres Nahrungstriebes wurde also überflüssig, und dieser verkümmerte. Man darf hier nicht einwerfen, die Thierchen seien noch zu unentwickelt, um ihre Nahrung selbst zu suchen. Gewiss sind sie das, und eben deshalb wurden sie von den Eltern gefüttert und wurde der Trieb der Nahrungssuche überflüssig. Viele andere Vögel,

wie die Hühner, laufen gleich nach dem Auskriechen aus dem Ei umher, suchen nach Nahrung und picken sie auf. Hier ist der Trieb der Nahrungssuche unverkürzt erhalten.

Einer der merkwürdigsten Fälle verkümmerten Ernährungstriebes ist aber der gewisser Ameisen. Schon seit dem Beginn dieses Jahrhunderts ist es bekannt, dass manche Ameisenarten sich Sklaven halten, so z. B. die auf Wiesen nicht grade häufig noch überall vorkommende röthliche Ameise, *Polyergus rufescens*. Sie ist eine nicht sehr grosse, aber kräftige Art, die zuweilen in hellen Haufen auszieht, um den Bau einer schwächeren Art, z. B. der aschgrauen Ameise, *Formica fusca*, zu überfallen und auszuplündern. Dabei geht sie aber nicht etwa auf Tödtung und Verspeisung der Ueberfallenen aus, ihre Absicht ist eine ganz andre; sie nimmt ihnen nur ihre Puppen weg und schleppt sie in das eigene Nest. Dort versorgt sie dieselben aufs beste, benutzt aber dann die aus ihnen ausschlüpfenden Arbeiter als Diener oder, wie man gewöhnlich sagt, als Sklaven. Solche „Sklaven“ verrichten dann alle häuslichen Geschäfte, welche sonst die röthlichen Arbeiterinnen selbst besorgen müssten, sie füttern die Brut, bauen die Gänge und Wohnungen, schleppen Nahrung herbei, ja füttern sogar ihre faulen Herren! Dies ist nicht etwa eine Fabel, wie man früher wohl manchmal meinte, sondern eine sichere Thatsache, die zuerst von dem berühmten Beobachter der Ameisen, Huber in Genf, im Beginn dieses Jahrhunderts beobachtet wurde und seitdem durch August Forel vollständig sicher gestellt wurde. Auch ich selbst habe mich von ihrer Richtigkeit überzeugt.

Das Merkwürdigste ist nun aber dies, dass die röthlichen Ameisen in Folge der steten Fütterung durch ihre Sklaven das Aufsuchen der Nahrung völlig verlernt haben. Sperrt man sie ein und gibt ihnen ihre Lieblingsspeise, Honig, mit, so rühren sie ihn nicht an, hungern vielmehr, werden matt und schwach und sterben schliesslich, wenn man sich ihrer nicht erbarmt und ihnen einen ihrer aschgrauen Sklaven beigibt. Sobald dies geschieht, macht sich der Slave an die

Arbeit, frisst zuerst selbst nach Herzenlust von dem Honig und füttert dann seine Herren, die es sich sehr gerne gefallen lassen, auf diese Weise vom Tode errettet zu werden.

Hier ist also, wie bei jenen jungen Vögeln, der Trieb der Nahrungssuche und die Fähigkeit, die Nahrung mit dem Auge zu erkennen, verkümmert, und offenbar im Zusammenhang damit, dass er nicht mehr gebraucht wurde. Da in einem Staate röthlicher Ameisen stets Slaven in grosser Zahl vorhanden sind, und da diese ihre Herren stets mit Nahrung versorgen, so wurde der Trieb der Nahrungssuche bei diesen Letzteren überflüssig, wurde nicht mehr durch Naturzüchtung auf seiner ursprünglichen Höhe erhalten, sondern verkümmerte allmählig. Auch andere Triebe sind bei diesen Ameisen durch Nichtgebrauch in Folge ihrer Slavenhaltung ganz oder theilweise verschwunden. Das Bauen ihrer Wohnungen z. B. scheinen sie ganz verlernt zu haben und die Sorge für ihre Brut wenigstens zum grössten Theil. Andere Ameisen widmen ihren Puppen unausgesetzt die grösste Sorgfalt, tragen sie zeitweise an andere bessere Stellen des Baues, manchmal auch heraus ins Freie und an die Sonne, wie sie denn auch ihre Larven mit der grössten Emsigkeit füttern. Von alle dem ist bei den röthlichen Slavenhaltern wenig zu bemerken, sie würden nicht mehr im Stande sein, ihre eigene Brut gross zu ziehen, und die Art müsste somit aussterben, wenn sie plötzlich ihrer Slaven beraubt würde. Also nicht nur unter den Menschen liegt ein Fluch auf der Slavenhalterei, auch die Thiere verkommen und entarten unter ihrem Einfluss.

Es sind noch andere Arten von slavenhaltenden Ameisen bekannt und genau studirt worden, und bei diesen geht die Entartung der Herren noch weiter und bezieht sich auch auf die Körperstärke. Doch ist grade im Leben dieser Arten noch manches Dunkel zu lichten, und ich möchte deshalb hier von ihnen absehen, so ausserordentlich merkwürdig auch die bisher an ihnen beobachteten Erscheinungen sind. Alle diese Fälle bilden übrigens eine weitere Bestätigung für die

Richtigkeit unserer Erklärung der Rückbildungsprocesse in Folge von Nichtgebrauch, denn alle diese Verkümmierungen von Instincten beziehen sich auf Arbeiterinnen, d. h. auf Thiere, die keine Nachkommen hervorbringen. Das Schwinden der betreffenden Triebe kann also unmöglich dadurch zu Stande gekommen sein, dass das einzelne Thier sich z. B. daran gewöhnte, seine Nahrung nicht mehr selbst zu suchen, und dass diese Gewohnheit sich auf seine Nachkommen in irgend einem Grade übertrug.

In den bis jetzt angeführten Fällen ist nicht der ganze Nahrungstrieb rückgebildet, sondern nur ein Theil desselben, der Trieb zum Aufsuchen und die Fähigkeit zum Erkennen der Nahrung. Es fehlt aber auch nicht an Beispielen, in welchen der Nahrungstrieb überhaupt verkümmert ist, so zwar, dass kein Hunger empfunden und keinerlei Nahrung aufgenommen wird. Das klingt sehr sonderbar, findet aber seine Erklärung darin, dass solchen Thieren aus ihrer früheren Lebenszeit her soviel Nahrungsstoffe in ihrem eigenen Körper mitgegeben werden, als sie für die Dauer ihres Lebens brauchen. Zahlreiche Nachschmetterlinge, besonders Spinner, besitzen mehr oder weniger verkümmerte Mundtheile, ebenso die Eintagsfliegen, und beide nehmen auch wirklich keinerlei Nahrung zu sich. Bei den Männchen der Räderthiere fehlt sogar der ganze Nahrungskanal; sie haben weder Mund, noch Magen, noch Darm; ihr Leben braucht nur so kurze Zeit zu dauern, dass sie mit dem Stoff, den sie im Ei mitbekommen haben, grade ausreichen. Die Natur treibt eben keinen Luxus; kein Trieb und kein Organ des Körpers hat Bestand, wenn es nicht durchaus nöthig ist für die Erhaltung der Art. Panmixie, oder wenn man lieber will — Ausfall der Naturzüchtung sorgen dafür, dass alles Ueberflüssige auf das Nothwendige allmähig herabgesetzt wird.

Aber freilich nur sehr allmähig können solche Rückbildungen zu Stande kommen, wenn unsere Erklärung die richtige ist; sehr zahlreiche Generationen werden darüber hingehen müssen, ehe das Ueberflüssige ganz entfernt ist, und

wir werden erwarten müssen, bei vielen Thieren noch Reste von Organen und Einrichtungen zu finden, die früher bedeutungsvoll waren, jetzt aber dem gänzlichen Schwinden entgegen gehen. Das ist denn auch, wie oben schon gezeigt wurde, in der That der Fall; die sogenannten „rudimentären“ Organe sind in ungemein zahlreichen Fällen und bei den verschiedensten Thieren zu finden und geben uns Kunde von den tiefgreifenden Umwandlungen, welche die betreffende Art im Laufe der Zeiten durchgemacht hat. Dahin gehören die unter der Haut verborgenen Augen des Olms, des Goldmaulwurfs, der Blindwühle, das verkümmerte innere Gehörorgan der Letzteren, dahin auch die Flügelreste des Kiwi, die Flügelstummel mancher weiblicher Nachtschmetterlinge, deren Männchen wohl entwickelte Flügel besitzen, dahin die unscheinbaren Vorsprünge um die Mundöffnung der Eintagsfliegen, welche nichts Anderes sind, als die noch nicht völlig geschwundenen Kiefer, und tausenderlei Anderes. Dahin gehören aber vor Allem auch jene zahlreichen Fälle, in denen ein bei den Vorfahren ausgebildetes Organ zwar beim heutigen Thier in seinem erwachsenen Zustand gänzlich fehlt, in seiner Jugendzeit aber als Anlage vorhanden ist. So besitzen zwar die Arbeiterinnen der Ameisen, wie oben angeführt wurde, keine Flügel mehr, aber die Anlage des Flügels findet sich dennoch in der Larve vor in Gestalt eines kleinen, unter der Haut gelegenen Scheibchens, das später verkümmert. So haben die Larven der Bienen ihre Füße eingebüsst, da sie ja nicht umherzukriechen brauchen, sondern eingeschlossen in einer Wachszelle unmittelbar neben ihrer Nahrung leben. Obwohl sie aber in Zusammenhang mit dem Nichtgebrauch der Füße zu fusslosen „Maden“ geworden sind, legen sich doch noch während ihrer Entwicklung im Ei die Fusspaare an, welche ihre blattwespenartigen Vorfahren besessen haben müssen. Wir sehen an solchen Fällen, dass ein Organ, welches durch Nichtgebrauch rückgebildet wird, zuerst im ausgebildeten Zustand verschwindet, viel später aber auch in seiner ersten Anlage. Diese letztere kann sich noch viele

Tausende von Generationen hindurch erhalten, wenn das Organ selbst in seinem ausgebildeten Zustand längst aus der Organisation des Thieres ausgeschaltet ist. Solche rudimentäre, sich nicht weiter entwickelnde Anlagen von Organen sind durch die Entwicklungsgeschichte jetzt schon in einer überaus grossen Zahl nachgewiesen worden. Sie sind begreiflicher Weise ein wichtiger Hinweis auf die Vorgeschichte der betreffenden Art, und würden für sich allein schon einen ausreichenden Beweis dafür bilden, wie viele und verschiedenartige Vorfahren einer jeden der jetzt lebenden Arten vorausgegangen sein müssen, und wie verwickelte und durchaus nicht immer gradlinige Bahnen die Entwicklung der Organismenwelt einhält. Bald war sie vorwärts, bald rückwärts gerichtet, bald nur in einzelnen Theilen, bald im ganzen Organismus. Was die Natur im Laufe unzähliger Generationen gewissermassen mühsam aufgebaut hat: z. B. hochorganisirte Organe der Bewegung, Beine von bestimmter Tragkraft, complicirter Gelenkverbindung mit Elasticität, genau abgewogener Muskelstärke, eingerichtet zum Lauf auf der Erde, oder gar Flügel, jene in allen ihren Theilen wunderbar zweckmässig abgepassten Organe zur Ueberwindung der Schwere und zum Emporschwingen in den Luftraum, oder aber jene Organe, die den Thieren die Kunde von der sie umgebenden Aussenwelt übermitteln, jene Augen von unglaublicher Feinheit der Ausführung, jene Gehörorgane und Geruchsorgane, in deren wunderbare Zweckmässigkeiten erst die lange und vereinte Arbeit unserer besten Forscher einzudringen vermocht hat — sie alle werden sofort wieder aufgegeben und einem langsamen Zerstörungsprocess überliefert, von dem Augenblick an, in dem sie nicht mehr nöthig sind für die Existenz der Art.

Da scheint es denn freilich, als könne eine Entwicklung in solcher Richtung unmöglich als ein Fortschritt bezeichnet werden. In Beziehung auf das einzelne Organ, das schwindet, ist es auch sicherlich ein Rückschritt, allein für das ganze Thier steht die Sache anders. Denn wenn von

Ziel und Zweck bei lebenden Wesen gesprochen werden soll, so kann der Zweck immer nur das Dasein selbst sein; in welcher absoluten Höhe der Leistungen der Organismus ausgeführt ist, das kommt dabei zunächst gar nicht in Betracht, vielmehr nur, wie die Art existenzfähig bleibt, denn weniger darf sie nicht sein, sonst geht sie unter, und mehr kann sie nicht sein, weil ihr die Mittel dazu fehlen, sich höher emporzuschwingen als eben grade zur Existenzfähigkeit. Der so ungemein pessimistisch gemeinte Satz Schopenhauer's, dass diese Welt so schlecht sei als nur irgend möglich, und dass sie zu Grunde gehen müsste, wäre sie noch ein klein wenig schlechter, ist genau eben so wahr und besagt genau dasselbe, als wenn man ihn ins Optimistische umkehrt und sagt: die Welt ist so vortrefflich, als es überhaupt möglich war, dass sie werde auf Grund der einmal gegebenen Kräfte; es ist nicht denkbar, dass sie auch nur um einen Grad vortrefflicher hätte ausfallen können. Die Organismenwelt beweist uns, dass dem so ist, denn bis ins Einzelste hinein sehen wir jede lebende Art sich zweckmässig gestalten und sich den speciellen Lebensbedingungen anpassen, denen sie unterworfen ist. Aber nur so weit passt sie sich an, als es unumgänglich nothwendig ist, um sie existenzfähig zu erhalten, nicht um ein Minimum mehr. Das Auge des Frosches ist ein sehr unvollkommenes Sehorgan gegenüber dem Auge des Falken oder des Menschen, aber es genügt, um die krabbelnde Fliege oder den sich krümmenden Wurm zu sehen und es sichert die ausreichende Ernährung der Art. Aber auch das Auge des Falken ist kein absolut vollkommenes Sehwerkzeug im rein optischen Sinn, es reicht aber grade aus, um den Vogel seine Beute aus hoher Luft herab mit Sicherheit entdecken zu lassen, und das genügt zur Existenz der Art und schliesst deshalb eine jede weitere Steigerung der Augengüte auf dem Wege der Naturzüchtung vollkommen aus. Nicht immer aber wird das Ziel aller Umwandlungen: die Existenzfähigkeit der Art nur durch eine gesteigerte Verfeinerung des Baues im Ganzen

oder eines einzelnen Organs erreicht, nicht immer fügt sich neuer Besitz dem alten hinzu, sondern sehr oft wird alter Besitz im Laufe der Zeiten überflüssig und muss entfernt werden. Und auch dieses geschieht nicht in idealer Vollkommenheit, plötzlich, wie auf ein Zauberwort hin, sondern langsam, wie es den zur Verfügung stehenden Kräften entspricht, also lange Zeiträume hindurch nur unvollkommen. Aber schliesslich wird doch das nicht mehr zum Leben unentbehrliche Organ ganz beseitigt, und so das volle Gleichgewicht zwischen dem Bau des Körpers und seinen Leistungen wieder hergestellt, und auch in diesem Sinne ist also der Rückschritt ein Theil des Fortschritts.



GEDANKEN ÜBER MUSIK

BEI THIEREN UND BEIM MENSCHEN ¹⁾.

EIN VORTRAG.

BERLIN 1889.

¹⁾ Dieser Vortrag wurde im März 1889 in der Gesellschaft für Kunst und Wissenschaft zu Hamburg vor gemischtem Zuhörerkreise gehalten, und ist zum ersten Mal in der „Deutschen Rundschau“ vom 1. Oktober 1889 abgedruckt.



Es ist Jedermann bekannt, dass die heutige Wissenschaft vom Lebendigen auf der Annahme einer allmäligen Umwandlung der Lebensformen fusst, einer Entstehung der Arten durch langsame Entwicklung, nicht durch plötzliche, unvermittelte Erschaffung. Den Meisten ist es auch nichts Neues, dass die heutige Biologie nach dem Vorgang von Ch. Darwin und A. Wallace als einen Hauptfactor dieser Veränderungen die sogenannten Selectionsvorgänge ansieht. Aus der grossen Zahl von Nachkommen, welche von jeder Generation einer Art immer wieder aufs Neue in die Welt gesetzt wird, kann nur ein kleiner Theil lange genug am Leben bleiben, um selbst wieder Nachkommen hervorzu- bringen; die übrigen gehen früher zu Grunde, durch Feinde, durch ungünstige Witterungseinflüsse, Kälte, Dürre, durch Hunger, Durst, kurz sie erliegen „im Kampf ums Dasein“. Da nun nicht alle Individuen völlig identisch sind, vielmehr ein Jedes vom Andern in Etwas verschieden, diese Verschiedenheiten aber theils die Widerstandskraft im Kampf ums Dasein erhöhen, theils herabsetzen, so werden im Allgemeinen Diejenigen überleben und zur Fortpflanzung gelangen, welche die grössere Widerstandskraft besitzen, mag diese nun in grösserer Muskelkraft, in schärferen Sinnen, in dichterem Pelz oder in schnellerem Lauf oder Flug bestehen. Wenn nun aber in jeder Generation diese Auslese sich wiederholt und stets wieder Diejenigen zur Fortpflanzung

übrig bleiben, welche die nützlichsten Eigenschaften im Kampf ums Dasein besitzen, so müssen diese Eigenschaften allmählig auf alle Individuen der Art übertragen werden und zugleich sich so lange steigern, bis sie den höchsten Grad der Vollkommenheit erreicht haben.

So denken wir uns das Zustandekommen aller im Kampf ums Dasein nützlichen Eigenschaften, so allein erklärt sich die Zweckmässigkeit der lebenden Wesen.

Aber es gibt aller Wahrscheinlichkeit nach noch eine andere Art von Selectionsvorgängen, und auf diese möchte ich etwas näher eintreten, weil sie uns gleich mitten in unseren Gegenstand hineinführt. Es ist dies die sogenannte sexuelle Selection Darwin's.

Wer kennt nicht den Gesang der Heuschrecken und Grillen. Wenn man an einem schönen Juniabend durch eine Wiese wandert, vielleicht an einem kleinen Bache entlang, so kann es kaum ausbleiben, dass man an einer oder der anderen Stelle einen lange ausgehaltenen, gleichmässigen, sanften und angenehmen Ton hört, der stark vibriert, etwa wie die Nachtigall in der Haydn'schen Kindersymphonie, ohne aber irgendwie an- oder abzuschwellen. Nähert man sich vorsichtig der Stelle, von welcher der Gesang herkommt, so sieht man vor der Oeffnung eines Loches im Boden eine Maulwurfsgrille sitzen, anscheinend bewegungslos. Erst bei näherem Zusehen bemerkt man, dass die kurzen Flügeldecken des Thieres in einer schwirrenden, reibenden Bewegung begriffen sind, und diese ist es, welche den Gesang hervorbringt. Untersuchung mit dem Mikroskop zeigt, dass die eine Flügeldecke eine Ader besitzt, auf welcher in regelmässigen Zwischenräumen kleine zierliche Zähnen stehen. Werden diese mit einer gewissen Schnelligkeit von einer Ader des anderen Flügels angestrichen, so geben sie einen schwirrenden Ton von bestimmter Höhe. Die eine Ader vertritt den Bogen der Geige, die andere die Saite; die Maulwurfsgrille ist ein Geiger und kann deshalb auch ihren Ton so lange halten als sie will.

Es leuchtet ein, dass dies Vermögen, zu geigen, den Thieren von keinerlei Nutzen im Kampfe ums Dasein sein kann: es verhilft ihnen nicht zu ihrer Nahrung, es schützt sie nicht gegen Angriffe ihrer Feinde, es kann also auch nicht durch den eben besprochenen Process der Naturzucht ins Dasein getreten sein. Fragen wir aber, auf welcher andern Weise es im Laufe der Zeiten entstanden sein könnte, so ist vor Allem zu bemerken, dass es nur die Männchen sind, welche musiciren. Nicht nur bei der Maulwurfsgrille, sondern bei allen singenden Insecten, vornehmlich bei allen Heuschrecken, haben nur die Männchen den Singapparat. Das wussten schon die alten Griechen, denn Anakreon preist in einem der auf uns gekommenen Gedichte die Cikaden glücklich, weil sie stumme Weiber besäßen.

Darin liegt nun der Schlüssel des Räthsels; die Entstehung eines Apparates zum Musiciren lässt sich in einfacher Weise durch den Wettbewerb der Männchen um die Weibchen erklären. Wenn wir annehmen dürfen, dass die Letzteren ein gewisses Wohlgefallen am Gesange der Männchen haben — und dies ist erwiesen — dann können wir uns die Entstehung eines zuerst noch unvollkommenen Singapparates aus dem ursprünglichen Flügelgeäder und seine allmähliche Steigerung und Vervollkommnung bis zu dem jetzigen Zustand ganz wohl erklären. Denn die Weibchen werden dann zu allen Zeiten das schönst singende Männchen dem minder begabten vorgezogen haben, thaten sie das aber, dann wird nach dem Gesetz der Erblichkeit der bessere Singapparat des Vaters sich auf die Söhne vererbt haben und so weiter, so dass nothwendig eine Steigerung in der Leistungsfähigkeit des Apparates im Laufe der Generationen eintreten musste. Die fortgesetzte Bevorzugung der besseren Sänger gegenüber der schlechteren führte mit Nothwendigkeit zu einer Verbesserung des Singens selbst, des Singapparates, so lange bis dieser überhaupt nicht mehr verbesserungsfähig war.

Aber betrachten wir kurz auch den Vogelgesang. Hier sind es ebenfalls wieder nur die Männchen, welche

eigentlich singen, und da auch hier der Gesang für die Existenz der Art nicht vortheilhaft ist, vielmehr eher nachtheilig, da er die Thierchen ihren Feinden auf weithin verräth, so kann seine Entstehung nicht durch Naturzüchtung erklärt werden. Sehr wohl dagegen durch den eben geschilderten Vorgang der sexuellen Selection. Wenn stets diejenigen Männchen von den Weibchen bevorzugt wurden, welche am schönsten sangen, so können wir gut begreifen, wie sich aus dem ursprünglichen einfachen Gepiepse im Laufe der Generationen ein Gesangmotiv herausbildete, und wie dieses in einzelnen Arten sich allmählig verwickelter gestaltete, sich steigerte und schliesslich sich zu dem auch uns schön erscheinenden Gesang des Hänflings, der Amsel und Nachtigall entwickelte.

Sexuelle Selection bietet also die Möglichkeit einer zureichenden Erklärung für die Entwicklung eines Gesanges bei Insecten und Vögeln.

Fragen wir nun aber, wie es sich damit beim Menschen verhält. Wie können wir uns die Fähigkeit des Menschen erklären, Musik zu machen und zu verstehen, wie — ich meine durch welche treibenden Kräfte — kann sie sich bei ihm entwickelt haben?

Wir haben zwei solcher treibenden Kräfte kennen gelernt, gewöhnliche Naturzüchtung und sexuelle Züchtung. Dem Einfluss der Naturzüchtung war und ist der Mensch ohne Zweifel grade ebenso unterworfen wie jede Pflanze oder wie jedes Thier. Da er variabel ist, den Gesetzen der Vererbung unterliegt und den Kampf ums Dasein so gut zu bestehen hat wie jede andere Organismenart, so wird auch bei ihm eine Erhaltung und Steigerung der im Kampf ums Dasein nützlichen Eigenschaften, eine Beseitigung der schädlichen eintreten müssen. Das ist ja aber Naturzüchtung.

So brauchen wir nicht daran zu zweifeln, dass von den Zeiten des unbekannten Urmenschen her sich die Intelligenz des Menschengeschlechtes ganz erheblich gesteigert hat. Intelligenz ist die Hauptwaffe des Menschen, die seine

Existenz schon in den ältesten Zeiten mindestens ebenso sehr sicher gestellt haben muss als seine rein körperlichen Eigenschaften. In einem Naturvolk z. B., welches von der Jagd lebt, wird nicht nur Schärfe der Sinne, Stärke und Ausdauer des Körpers von entscheidender Bedeutung für die Existenz des Einzelnen gewesen sein müssen, sondern auch der Verstand, die Findigkeit und Schlaueit dem zu überlistenden Jagdthier gegenüber, die Kühnheit und Combinationsgabe dem Feinde gegenüber, weise Voraussicht dem Hunger in der schlechten Jahreszeit gegenüber, und jedes Plus dieser Eigenschaften wird Dem, der es besass, die Aussicht am Leben zu bleiben und Nachkommen zu hinterlassen, erhöht haben. Dadurch aber mussten diese guten Eigenschaften im Laufe der Generationen sich langsam steigern, das Durchschnittsmaass von Intelligenz musste zunehmen, und zwar so lange, als es noch den Ausschlag gab über Leben und Tod, oder genauer darüber, wer Nachkommen hinterlassen sollte und wer nicht.

Es liegt auch kein Grund zu der Annahme vor, dass diese äusserst langsame Steigerung des Intellectes der menschlichen Rassen nicht auch noch heute fortdauern sollte. Es liesse sich wenigstens schwerlich etwas Entscheidendes gegen eine solche Annahme vorbringen. Man wird zugeben müssen, dass in jeder Berufsart des vielgestaltigen heutigen Culturlebens der Klügere — unter sonst gleichen Umständen — mehr Aussicht auf Gründung einer Familie hat als der minder Begabte. Wenn dies aber auch nur in einem sehr allgemeinen Sinne richtig ist, nämlich nur im statistischen Sinne, d. h. bei Vergleichung einer grossen Zahl von Fällen, so muss auch heute noch die geistige Kraft des Menschen in einer, wenn auch ungemein langsamen Steigerung begriffen sein. Dass wir in der Geschichte davon nichts bemerken können, z. B. nicht durch Vergleichung der alten griechischen und römischen Dichter, Philosophen und Naturforscher mit denen unserer Zeiten, beweist schon deshalb nichts dagegen, weil wir, d. h. die leitenden Culturvölker von heute, nicht von den alten Griechen abstammen. Die Entwicklung des

Menschengeschlechtes bewegt sich nicht in grader Linie, sondern in einer vielfach gebrochenen. Die geistigen Er rungenschaften der alten Griechen wurden nicht von ihren Nachkommen weiter geführt, sondern von der romanisch-germanischen Völkergruppe, welche eben nur ihre Geistes-*producte*, nicht aber ihre Geisteskräfte von ihnen übernehmen konnte. Uebrigens wäre eine Steigerung der Intelligenz des Menschengeschlechtes auch noch in einem anderen Sinne denkbar als in dem einer absoluten Erhebung der äussersten Spitzen menschlicher Intelligenz, nämlich in dem einer blossen Erhebung der Durchschnittsintelligenz.

Doch davon soll hier nicht weiter die Rede sein; es kam mir nur darauf an, zu zeigen, dass jedenfalls Tausende und aber Tausende von Generationen hindurch sich die menschliche Intelligenz durch Selectionsprocesses gesteigert haben muss. Das ist wohl schwerlich zu bezweifeln.

Zu einem ganz anderen Resultate kommt man, wenn gefragt wird, ob denn nun alle geistigen Anlagen und Fähigkeiten des Culturmenschen auf diesem Wege entstanden gedacht werden können, ob das musikalische, künstlerische, dichterische, mathematische Talent in Selectionsprocessen dieser Art seinen Grund haben kann. Offenbar ist dies nicht der Fall. Im Kampfe ums Dasein können diese Geistesgaben wohl hier und da einmal nützlich und vielleicht auch ausschlaggebend gewesen sein, aber in den meisten Fällen sind sie es nicht, und es wird wohl Niemand behaupten wollen, dass dichterische oder musikalische Begabung eine besonders starke Aussicht auf Gründung einer Familie geben; heute vielleicht noch eher als zu Zeiten Schiller's, Haydn's oder Mozart's oder gar als in früheren Zeiten. Aber auch heute noch hat der praktisch kluge Kopf weit grössere Aussicht auf materielles Vorwärtskommen als der nach irgend einer idealen Richtung hin besonders Begabte. Das Musiktalent des Menschen und ebenso die Anlage zur bildenden Kunst, zur Poesie und Mathematik ist keine die Erhaltung der Art begünstigende Eigenschaft, sie

kann sich also auch nicht durch Naturzüchtung gebildet haben.

Aber beruht vielleicht die Ausbildung des Musiksinnes beim Menschen auf sexueller Selection, ähnlich wie bei jenen vorhin besprochenen Insecten oder wie bei den Singvögeln? Darwin war in der That dieser Ansicht, er führte den primitiven Gesang des Urmenschen auf Liebeswerbung zurück. Ich zweifle, ob man ihm darin ganz beistimmen darf und werde später noch einmal auf diesen Punkt zurückkommen. Aber sei es selbst; lassen wir bei der ersten Entstehung menschlichen Gesanges sexuelle Selection die entscheidende Rolle gespielt haben, so scheint damit doch zur Erklärung der Entstehung der Musik nicht viel gewonnen, weil dasselbe Princip doch unmöglich im Stande wäre, die ungeheuere Steigerung der Musikanlage zu erklären, welche seit jenen ältesten Tagen des Urmenschen eingetreten sein müsste, falls wirklich damals zuerst die Grundlage des Musiksinnes gelegt worden wäre.

Eine derartige Steigerung des Musiksinnes scheint ja überhaupt nicht zu bezweifeln, wenn man auch vom Urmenschen absieht und nur das in's Auge fasst, was wir heute von Musik thatsächlich vor uns haben; wenn man einerseits an die ungemein einfachen Anfänge von Musik denkt, wie sie die heutigen Naturvölker besitzen, und andererseits an die höchsten Blüthen unserer eigenen Musik.

Zur Zeit ihrer Entdeckung durch die Europäer hatten alle Bewohner der verschiedenen Inselgruppen des stillen Oceans bereits eine Art von Musik. Der Gesang der Neu-seeländer machte auf Cook einen feierlichen Eindruck, auch der Gesang auf Hawaii und Tahiti berührte Chamisso in einer durchaus angenehmen Weise, obgleich dabei häufig ein Orchester aus Lärminstrumenten mitwirkte, nämlich aus Trommeln, hohlen Rohren, die mit Gewalt auf den Boden aufgestossen, und Holzstecken, die gegeneinander geschlagen wurden. Die eigentliche Musik dabei bewegte sich zwischen wenigen Tönen, e — g, oder wie in Tahiti zwischen vier

Tönen, c—f, wobei aber stets nicht nur halbe, sondern auch Vierteltöne mitspielten. Der Gesang war rein, und wenn ihrer Hundert zusammensangen, klang es „wie eine Stimme“. Trotz des geringen Umfanges ihrer Tonleiter hatten sie doch eine ziemliche Auswahl verschiedener, immer einförmiger und ins Unendliche sich wiederholender Melodien oder Motive, und zwar andere für die Arbeit, andere für das Rudern, für den Tanz, für den Auszug zum Krieg, für die Todtenklage.

Diese Polynesier sind nun nicht etwa Völker, die auf sehr niederer Culturstufe stehen. Das beweist schon allein ihre Poesie, die voll von Empfindung und schönen Gleichnissen ist. So wird auch ihre Musik sicherlich nicht in dem Sinne eine primitive genannt werden dürfen, dass damit etwa die unterste Stufe menschlicher Musik bezeichnet würde.

Und dennoch welch' ein enormer Unterschied, wenn wir dem gegenüber an eines der grossen Musikstücke unserer Zeit denken, an die Bach'sche Passionsmusik in aller ihrer Herrlichkeit und Tiefe, an die G-moll-Symphonie von Mozart oder an eine der neun Beethoven'schen Offenbarungen. Fast möchte man das Wort „Musik“ für jene primitiven Tonfolgen der „Wilden“ gar nicht mehr anwenden, so ungeheuer erscheint der Abstand zwischen beiden. Dennoch muss sich unsere Musik aus solchen Anfängen heraus entwickelt haben — es gibt keinen anderen Weg. In der That finden wir ja auch bei beiden dieselben Elemente. Reine Töne verschiedener Höhe, durch bestimmte Intervalle getrennt und verschieden lang anhaltend, d. h. rhythmisch gegliedert. Daraus erhalten wir das musikalische Motiv, die Melodie, die Grundlage aller Musik. Die Musik erscheint aber auch auf dieser niederen Stufe schon bis zu gewissem Grade als Ausdruck der Gemüthsbewegung. Die Todtenklage klingt anders als der Kriegsgesang oder die Freudenfestgesänge. Das ist freilich noch weit entfernt von der wunderbaren Feinheit, mit welcher unsere Musik die ganze Tonleiter menschlicher Stimmung nicht bloss zu erregen im Stande ist, mit welcher sie vielmehr dieselben auch darstellt, wie eine Zeichnung

Formen darstellt, und zwar mit so feiner Nüancirung, dass auch die Sprache längst nicht im Stande ist, dagegen aufzukommen.

Wenn wir auch zunächst gänzlich absehen von den hochbegabten Geistern, welche diese Musik geschaffen haben, und uns nur an Diejenigen halten, welche sich an ihr erfreuen, so liegt es doch auf der Hand, dass auch zum blossen Verständniss, d. h. zum vollen Genuss eines unserer Tonstücke ein weit höher entwickelter Musiksinn gehört als zum Verständniss des einförmigen Singsangs eines Negerstammes, ja auch als zum Verständniss einer chinesischen einfachen Melodie, oder einer der Octavenmelodien, welche bei den alten Griechen eine so wesentliche Rolle spielten. Um in einer Beethoven'schen Symphonie oder der Bach'schen H-moll-Messe mehr als ein blosses Tongewirr, ein brausendes an- und abschwellendes Tonmeer zu hören, dazu bedarf es eines hochentwickelten musikalischen Verständnisses.

Dem gegenüber erscheint es fast unvermeidlich, anzunehmen, dass sich die Anlage zur Musik, das Musiktalent des Menschen allmählig gesteigert habe, von der Culturstufe der Polynesier her bis zu uns herauf; ja, wenn wir vorläufig einmal bei der Darwin'schen Hypothese von dem Ursprung menschlicher Musik stehen bleiben wollen, müsste wohl die Steigerung des Musiksinnes von der Stufe der heutigen Naturvölker bis zu uns herauf eine wesentlich stärkere gewesen sein als diejenige vom Urmenschen bis zu den heutigen Naturvölkern — wenigstens ist die Steigerung der Musik selbst in dieser zweiten Entwicklungsperiode sicherlich eine ungemein viel grössere als sie in der ersten Periode stattgefunden haben kann.

So werden wir wieder auf die vorhin aufgeworfene Frage zurückgeführt: wie, durch welche treibende Kräfte kann diese Verfeinerung und Steigerung des Musiktalents hervorgerufen worden sein?

Sexuelle Selection kann offenbar die Erklärung dafür nicht liefern, möchte sie auch an der ersten Entstehung

des primitiven Gesanges des Urmenschen Antheil gehabt haben. Nicht nur heute, sondern schon seit undenklichen Zeiten wird die Wahl des Mannes sowohl als des Weibes wesentlich durch andere Momente bestimmt als durch musikalische Begabung, nämlich durch Jugend, Schönheit, Kraft, nicht zum mindesten auch durch geistige Eigenschaften, ganz abgesehen von den Motiven äusserlicher Art, die stets mit hereinspielen. Niemand wird behaupten wollen, dass Menschen ohne Singstimme und ohne bemerkenswerthe musikalische Begabung zu unseren Zeiten oder auch in früheren uns zugänglichen Perioden der menschlichen Geschichte nothwendig oder auch nur häufig von den Frauen verschmäht geblieben wären. Wir wissen im Gegentheil, dass dieselben ohne Schwierigkeit ihre unmusikalischen — und nicht selten sogar auch ihre musikalischen Partner finden. Damit ist aber die Möglichkeit einer Steigerung der Musikanlage durch sexuelle Selection geradezu ausgeschlossen.

Gewiss werden Viele mir hier folgenden Einwurf machen: könnte denn die Sache nicht ganz einfach sich so verhalten haben, dass das Musikvermögen in dem Maasse zunahm als es geübt wurde? Wir wissen doch, dass durch viele Uebung ein jedes Organ vervollkommnet und in seiner Leistungsfähigkeit gesteigert wird. Wenn wir uns nur erinnern, von welch' wunderbarer Feinheit das Tastvermögen in den Fingerspitzen eines Blinden wird, der das Auge durch den Tastsinn sich zu ersetzen sucht, so können wir daran nicht zweifeln. Warum sollte also nicht die Musikanlage des Menschen im Laufe ungezählter Generationen sich gesteigert haben, wenn in jeder derselben stets wieder von Neuem das Ohr und der Geist im Hören und Produciren von Musik geübt wurde? Und das war doch wirklich der Fall; denn, so viel wir wissen, haben beinahe alle Naturvölker irgend eine Art der musikalischen Aeusserung, nicht nur die Polynesier, sondern auch alle Amerikaner, Neger und Asiaten.

Gewiss wäre dies eine sehr einfache Erklärung, die wir nicht nur hier, sondern auch auf vielen anderen Gebieten mit

Erfolg anwenden könnten, wenn wir nur glauben dürften, dass sie richtig wäre¹⁾. Man hat sie allerdings bis in unsere Tage hinein wirklich für richtig gehalten, und Viele thun es heute noch; allein sie macht eine Voraussetzung, die wir nach genauerer Prüfung für unzulässig halten müssen; sie setzt voraus, dass Veränderungen, die durch Uebung eines Organes im Laufe eines Einzellebens an diesem entstanden sind, sich auf die Nachkommen vererben können. Nur wenn wir diese Annahme machen, kann eine Steigerung des betreffenden Organes im Laufe der Generationen eintreten; wenn aber die Steigerung, welche durch Uebung im Einzelleben erreicht wurde, nicht auf die Nachkommen vererbt werden kann, dann fängt der Steigerungsvorgang bei den Nachkommen genau wieder auf derselben Stufe an, auf welcher er bei den Eltern angefangen hat, dann kann diese Steigerung also immer nur so weit reichen, als sie schon im ersten Vorfahren gereicht hat, mag die Uebung auch durch noch so viele Generationen hindurch fortgesetzt werden.

Diese Vervollkommnungsfähigkeit im Einzelleben ist aber eng begrenzt. Durch noch so viel Uebung kann der Athlet doch nie dahin kommen, eine Last von hundert oder auch nur von zwanzig Centnern zu heben, wenn er es vielleicht auch dazu bringt, deren drei oder vier zu bewältigen. Sein Sohn aber wird wieder von vorn anfangen müssen, wenn unsere Ansicht von der Vererbung richtig ist; denn er ererbt

¹⁾ Als ich Obiges schrieb, wusste ich nicht, dass Herbert Spencer grade in Bezug auf die angenommene Steigerung der Musikanlage diese Erklärung angewandt hat. Seiner Ansicht nach lässt sich dieselbe nicht anders erklären, als „wenn man die Vererbung erworbener Modifikationen zugesteht“. Ich stimme darin ganz mit ihm überein, dass „es wohl eine gänzlich ungenügende Erklärung wäre, zu sagen, dass natürliche Zuchtwahl dieselbe ausgebildet habe, indem sie musikalisch Begabte bevorzugte“, aber ich sehe durchaus nicht in der Thatsache der Musikanlage des Menschen einen Beweis für die Vererbung erworbener Eigenschaften, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, weil ich nicht glaube, dass eine solche Steigerung stattgefunden hat. — Vergleiche: H. Spencer, „Principien der Biologie“ Bd. I p. 270 u. 271. — W. 1892.

vom Vater im besten Falle nur die Anlagen, die dieser selbst mit auf die Welt gebracht hat, nicht aber eine Steigerung derselben. Er wird es also durch noch so viel Uebung seinerseits auch wieder nicht weiter bringen können als auf drei oder vier Centner!

Die Wissenschaft gelangt nun aber immer bestimmter zu der Ansicht, dass es durchaus keine Beweise für die bisher allgemeine Annahme gibt, nach welcher solche erworbene Abänderungen vererbt werden können. Man hat geglaubt, dass Verstümmelungen gelegentlich vererbt werden könnten; allein genaue Prüfung der dafür vorgebrachten Beweise hat ergeben, dass sie nicht stichhaltig sind, und neue Versuche mit Mäusen, denen die Schwänze abgeschnitten wurden, haben ergeben, dass dem ungeachtet alle Nachkommen wieder Schwänze besaßen, und zwar völlig normale und in vielen Hunderten von Fällen.

So lange nun nicht etwa auf irgend eine andere Weise gezeigt werden kann, dass dennoch die alte Annahme richtig ist, dass dennoch erworbene Eigenschaften vererbt werden können, dürfen wir dieselbe nicht mehr festhalten. Damit fällt aber ein sehr bequemes Erklärungsprincip, und wir müssen zusehen, ob und wie wir mit dem Verständniss der Erscheinungen ohne dasselbe fertig werden.

Wenn nun die Frage, welche hier zur Entscheidung vorgelegt wurde, die ist, wie die Steigerung des Musiksinnes beim Menschen möglich war, welche nothwendig scheint, damit derselbe sich von den niederen musikalischen Leistungen der Naturvölker bis zu unserer heutigen Musik empor-schwingen konnte, so wird vor Allem die Fragestellung selbst zu prüfen und die Frage aufzuwerfen sein: ob es denn überhaupt richtig ist, dass eine Steigerung der musikalischen Anlage des Menschen im Laufe der Jahrtausende eingetreten ist? Das erscheint selbstverständlich; denn woher sollte die hochentwickelte Musik kommen, wenn nicht vorher das Organ dafür höher leistungsfähig geworden wäre?

Aber stellen wir uns einmal die umgekehrte Frage: muss überall da, wo hohe Musikanlage vorhanden ist, auch hochentwickelte Musik sich vorfinden? Setzen wir einmal den Fall, es würde unter und aus einem Naturvolk, etwa den Bewohnern der Samoainseln, zur Zeit wo sie von Europäern noch nicht beeinflusst waren, ein Kind geboren mit der hohen musikalischen Anlage eines Mozart, würde dasselbe dann nach seinem Heranwachsen Streichquartette und Symphonien componiren? Doch gewiss nicht! Wenn die Samoaner zu der betreffenden Zeit schon Lieder besessen hätten, wie sie dieselben heute besitzen, so würde der Samoaner Mozart dieselben bald alle auswendig gewusst und würde dazu noch neue ersonnen haben. Wer weiss, vielleicht würde er, als ein so einziges enormes Musikgenie sogar eine grosse musikalische Reform hervorgerufen, eine neue wesentliche Erfindung gemacht haben, die die Musik der Samoaner auf eine höhere Stufe hob; aber bis zur heutigen Symphonie würde er sie nicht gesteigert haben, denn dazu hätte er erst die Notenschrift erfinden, die Stufe der polyphonen Musik erklimmen und durcharbeiten müssen, um endlich an die Anfänge der harmonischen Musik zu gelangen, zu welcher die Symphonie gehört. Der grösste Fortschritt, den er etwa hätte einleiten können, wäre die Ausdehnung der Tonleiter — wenn wir so sagen dürfen — von drei oder vier ganzen Tönen auf sieben gewesen und damit in Zusammenhang die Einführung reicher gegliederter Melodien; oder wenn wir sehr hoch greifen wollen: die Erfindung der zweistimmigen Musik, einer Erfindung, die bekanntlich von der Menschheit erst ungemein spät gemacht wurde, nämlich erst zur Zeit der Troubadours.

Der Somoaner Mozart hätte ebenso wenig Symphonien componiren können, als einer der grossen Naturforscher des Alterthums, etwa Archimedes, eine dynamo-elektrische Maschine hätte erfinden können, wie wir sie heute zur Kraftübertragung oder zum elektrischen Licht anwenden. Dazu hätte es für ihn eines so weiten Weges von Erfindungen und

Entdeckungen bedurft, wie er auch von dem grössten Genius in einem Leben nicht geleistet werden kann. Denn im Alterthum wusste man von der Kraft, welche wir Elektrizität nennen, noch nichts, als dass Bernstein, Elektron, wenn er gerieben wird, Papierschnitzel anzieht. Erst viele andere physikalische Entdeckungen mussten vorhergehen, ehe man durch Gray, Dufay, Kleist, Franklin und Andere etwas mehr davon erfuhr; Galvani und Volta mussten erst den elektrischen Strom, Oerstedt den Elektromagnetismus entdeckt, Seebeck, Ampère und Faraday darauf wieder weitere Entdeckungen gegründet haben, ehe man auf den Gedanken kommen konnte, einen festen Elektromagneten so zu construiren, dass er auf eine rotirende Drahtspirale induzirend wirken musste. Ebenso mussten die meisten der eben genannten Entdeckungen auf dem Gebiete der Elektrizitätslehre erst gemacht sein, ehe zuerst Sömmering und dann Gauss und Weber ihre Entdeckungen des Zeichengebens auf die Ferne mittelst des elektrischen Stromes machen konnten, und wiederum musste auch dann noch eine ganze Reihe sich immer verbessernder praktischer Telegraphenerfindungen vorhergegangen sein, ehe der Hughes'sche Typendruck-Apparat erfunden werden konnte. Eines baut sich auf dem Anderen auf, und die Geschichte der Musik ist ebenso gut eine Geschichte der Erfindungen, wie die des elektrischen Telegraphen.

In der Musik konnte also auch das grösste Genie unmöglich von der einfachen Melodie direct zur Symphonie übergehen.

Man wird fragen, was ich damit eigentlich sagen will? Ich möchte damit die Frage nahe legen, ob es denn so durchaus gewiss ist, dass nicht schon in sehr alter Zeit der Menschheit Mozarts gelebt haben könnten? Mit anderen Worten, ob das, was wir erklären wollten, die vorausgesetzte Steigerung der musikalischen Anlage im Laufe der Culturgeschichte wirklich auch stattgefunden hat; ob nicht etwa die Anlage von vornherein dem Menschen inne wohnte

und nur ihre Aeusserung, d. h. die Musik selbst, welche aus dieser Anlage hervorging, sich gesteigert und immer höher entwickelt hat.

Die Frage erscheint auf den ersten Blick vielleicht sehr sonderbar; allein ich glaube, sie ist vollkommen berechtigt, ja ich bin sogar der Ansicht, dass der in ihr enthaltene Gedanke richtig ist. Es wurde gezeigt, dass man allein daraus, dass bei den Naturvölkern noch keine Symphonien componirt werden, durchaus nicht den Schluss ziehen darf, dass nicht dennoch Mozarts unter ihnen sein könnten. Oder, wenn wir es concreter ausdrücken wollen: daraus, dass Naturvölker noch keine hochentwickelte Musik besitzen, darf nicht ohne Weiteres geschlossen werden, dass sie auch keine hohe musikalische Anlage besitzen; diese könnte sehr wohl trotzdem vorhanden sein, würde sich aber wegen der niederen Stufe, auf welcher sich die Musik bei ihnen noch befindet, nicht in auffallender Weise geltend machen können.

Es scheinen mir nun zahlreiche Thatsachen dafür zu sprechen, dass sich dies wirklich so verhält; dass somit auch die hohe musikalische Anlage, welche wir Culturmenschen heute mehr oder weniger besitzen, nicht auf einer allmäligen Steigerung des Musiksinnes der Menschheit beruht, dass wir somit gar nicht in die Verlegenheit kommen, diese Steigerung erklären zu müssen. Sie existirt überhaupt nicht, wenigstens nicht als ein selbständig entstandenes und gesteigertes Vermögen; der Musiksinn ist vielmehr ein uralter Besitz des Menschen, welcher zunächst auf seinem hochentwickelten Gehörorgan beruht, wie ihm dies schon von seinen thierischen Vorfahren her übertragen worden und mindestens seit der Stufe der niedrigsten heute lebenden Naturvölker keine Steigerung mehr erfahren hat. Wir können bestimmte Beweise dafür beibringen, dass bei Naturvölkern eine Musikanlage vorkommt, die derselben Ausbildung fähig ist, wie unsere eigene, die also gleich stark mit dieser angesehen werden muss und die nur deshalb für

gewöhnlich unerkennbar bleibt, weil ihr nicht dieselbe Uebung im Einzelleben zu Theil wird wie bei uns.

Die Neger stehen gewiss auf keiner hohen Stufe der Cultur. Ihre gänzliche Nichtschätzung des Menschenlebens, wie sie sich in den scheusslichen Schlächtereien des Königs von Dahomey und anderer Häuptlinge ausspricht, ihre Knechtung und Misshandlung der Frauen, ihr Mangel eigentlichen Familienlebens sprechen dies deutlich aus — aber trotzdem ist es wiederholt vorgekommen, dass Einzelne unter ihnen sich zum vollen Verständniss unserer höchsten Musik empor-schwangen.

Brindis y Salas, ein Neger aus Cuba, der als Geigen-virtuose Amerika und Europa durchzog, ist dafür ein genau gekannter Beleg. Er besass keineswegs etwa bloss technische Begabung, verbunden mit feinem Gehör, sondern, wie ich von einem angesehenen Musiker¹⁾ höre, „vortreffliche musikalische Begabung“. Sein Spiel war „das eines Künstlers“. Er muss also einen angeborenen Musiksinn besessen haben, der an Höhe der Anlage dem unserer besten ausübenden Musiker gleich war. Man kann nicht etwa einwerfen, dass er von Eltern abstammte, die schon seit einigen Jahrhunderten unter europäischem Einfluss gelebt hatten; denn erstens wäre diese Zeit für die Steigerung eines Gehirnthells durch vererbte Uebung viel zu kurz, und dann ist der Grad europäischer Musik, der bis zu den Plantagennegern von Cuba hindurchdringt, gewiss kein hoher.

Ein weiteres Beispiel bilden die sogenannten „Jubiläums-sänger“, eine Gesellschaft echter Neger, Männer und Frauen, welche im Jahre 1887 Europa in Staunen versetzte durch ihre „höchst merkwürdigen Leistungen im vierstimmigen Gesang.“ Nach dem Urtheil desselben Musikers liessen ihre

¹⁾ Durch eine mir freundlichst zur Verfügung gestellte briefliche Aeusserung des Herrn Otto Lessmann in Berlin, Redacteur der „Allgemeinen Musikzeitung“.

Vorträge keinen Zweifel über „die Begabung der Rasse für unsere Musik“.

Wir finden aber auch unter uns zahlreiche Belege dafür, dass die Musikanlage sich nicht etwa durch Uebung im Laufe des Culturlebens gesteigert hat. Wäre dies der Fall, so dürften hochbegabte Musiker niemals aus Familien erstanden sein, welche fern von dem grossen Musikleben ihrer Zeit standen, welche in einer Umgebung lebten, in der man höchstens das Volkslied mit Guitarre- oder Zitherbegleitung hörte. Gar nicht selten aber sind Menschen mit hochentwickeltem Musiksinn aus solchen Kreisen hervorgegangen, ja sogar berühmte Componisten. Martin Luther, der bekanntlich selbst Musik setzte, war der Sohn eines armen Bergmanns, Palestrina der Sohn „einfacher Landleute“, Jakob Callwitz, ein Componist des 16. Jahrhunderts, war der Sohn eines Tagelöhners und Joseph Fux, ein Componist des 17. Jahrhunderts, der Sohn eines Steiermärker Bauern; Cimarosa war der Sohn einer Wäscherin bei Neapel, Johann Gottlieb Naumann, ein berühmter Tonsetzer des 18. Jahrhunderts, stammte von Bauern ab, ebenso Joachim Quanz. Der älteste bekannte Stammvater der Familie Bach ward 1550 auf dem Lande in der Umgebung von Gotha geboren und lebte als Müller in seinem Geburtsdorfe Wechmar bis an sein Ende. Joseph Haydn ist ebenfalls im Dorfe geboren als Sohn eines armen Stellmachers (Wagners).

Mit allen diesen Beispielen soll natürlich nicht etwa gesagt sein, dass diese Musikgenien plötzlich und unvorbereitet aus der Erde gesprungen seien. Ganz im Gegentheil möchte ich ausdrücklich darauf hinweisen, dass wir z. B. bei Haydn bestimmt wissen, dass schon seine beiden Eltern musikalisch waren. Sie sangen, wenn sie von der Arbeit ausruhten, und der Vater spielte die Harfe dazu. Auch der ebengenannte Ahnherr der Familie Bach spielte viel auf einem Cythringen, einem guitarreartigen Instrument, das er von seinen Wanderjahren mit

in seine Mühle gebracht hatte, und „das ist gleichsam der Anfang zur Musik bei seinen Nachkommen gewesen,“ sagt Sebastian Bach von ihm. Die Kunstmusik ihrer Zeit hat also keinen Einfluss auf den Musiksinn dieser Vorfahren zweier unserer grossen Musiker gehabt; das Talent war da und zeigte sich in den Nachkommen wieder, bald gesteigert, bald auf niederer Stufe.

Wollte man aber etwa daraus einen Einwurf gegen diesen Schluss hernehmen, dass doch am Ende nur recht wenige von den zahlreichen Musikern der letzten Jahrhunderte aus den niederen Schichten des Volkes hervorgegangen sind, so würde man damit sehr fehl gehen. Denn zum grossen Musiker gehört eben nicht bloss das grosse Talent, sondern auch die Anregung und die seiner Zeit entsprechende Ausbildung. Wenn wir vorhin von dem angenommenen Samoaner Mozart als denkbar höchste Leistung die Erfindung des zweistimmigen Gesanges annahmen, so dürfen wir auch mit Bestimmtheit behaupten, dass Joseph Haydn bei den Volksliedern und der Harfe seines Vaters geblieben wäre, hätte es nicht der Zufall mit sich gebracht, dass er Chorknabe in dem Städtchen Hainburg geworden und dann später in die Musikschule des Domcapellmeisters Reutter zu Wien gekommen wäre. Der Musiksinn war bei ihm in hoher Ausbildung vorhanden; wäre er aber nicht weiter entwickelt worden, so würde er aus eigener Kraft unmöglich die ganze Entwicklung der modernen Musik vom Volkslied, der Stufe der Musik seiner Eltern, bis zum Oratorium und Streichquartett allein haben zurücklegen können. Grade solche Fälle wie Haydn sind ein interessanter Beweis dafür, dass mindestens ein grosser Theil der Entwicklung der modernen Musik im Einzelleben durchlaufen werden kann, wenn auch sämtliche Vorfahren den höheren Stufen der Musik noch gänzlich fremd waren, so dass also nicht die Rede davon sein kann, ihr Musiksinn sei durch das Hören höherer Musik gesteigert worden. Der Musiksinn ist offenbar im menschlichen Gehirn enthalten,

unabhängig davon, wie weit er von den Vorfahren geübt und benutzt worden ist; er kann der Anlage nach schwächer oder stärker vorhanden sein; aber auch die stärkste Anlage desselben befähigt ihn nicht, aus sich heraus die Höhen der Musik seiner Zeit zu erklimmen, er muss vielmehr durch Unterricht auf dieselben emporgehoben werden. Dass dies aber möglich ist, dass nicht nur der Sohn eines deutschen Bauerngeschlechtes, sondern sogar der Sprössling eines Naturvolkes dazu fähig ist, das beweist eben, wie mir scheint, dass der Musiksinn selbst, wie er jetzt vorliegt, im Wesentlichen schon seit undenklichen Zeiten dem Menschen innewohnt, und dass er durch die Entwicklung der Musik, also durch Uebung, nicht gesteigert worden ist. Nichtsdestoweniger gelangt er beim hochcivilisirten Menschen zu stärkerer Geltung, wie wir später noch sehen werden.

Es wurde gezeigt, dass das musikalische Talent in jeder Volksschicht enthalten ist. Dennoch kann man nachweisen, dass aus den höheren Schichten ungleich viel mehr Musiker von Namen hervorgegangen sind, als aus den niederen — sehr begreiflicher Weise; denn ohne frühe Anregung und ohne andauernde Gelegenheit, höhere Musik zu hören und darin unterrichtet zu werden, muss auch das grösste Musikgenie unentwickelt, man könnte sagen latent bleiben.

Dafür lassen sich viele Thatsachen anführen. So sind von sechzehn namhaften Musikern Deutschlands aus dem 16. und 17. Jahrhundert nicht weniger als acht Söhne von Organisten; die übrigen sind Bauern- oder Tagelöhnersöhne, welche aber fast alle in ihrem Knabenalter dem Kirchenchor als Sänger angehört haben. Ferner sind siebenundzwanzig unserer grössten deutschen und italienischen Tonsetzer des 18. und 19. Jahrhunderts die Söhne von Musikern gewesen, darunter Mozart, Beethoven, Weber, Hummel, Cramer, Abt, Vogler, Hasse, Johannes Brahms, Robert Volkmann, Czerny, Karl Reineke, Cherubini, Bellini, Rossini, Antonio Lotti und Scarlatti. Natürlich ist in allen diesen Fällen auch der

hochentwickelte Musiksinn vom Vater auf den Sohn vererbt worden; dass sich aber das Talent des Sohnes stärker entfaltete als das des Vaters, liegt daran, dass es schon von frühester Jugend an geübt und entwickelt wurde, womit natürlich nicht gesagt sein soll, dass es nicht von Anfang an auch schon ein grösseres gewesen sein könne oder sogar müsse. Aber diese höhere Potenz des angeborenen Talenten beruht nicht etwa darauf, dass das geringere des Vaters ein ganzes Leben hindurch geübt wurde. Wäre der Erfolg der von Vielen noch immer angenommenen Vererbung durch Uebung erworbener Vervollkommnung ein so prompter, dann würden wir ihn auf zahlreichen Gebieten ohne Schwierigkeit nachweisen können — ein Nachweis, der doch bis jetzt noch in keinem Falle gelungen ist.

Man wird aber fragen, woher denn die Potenzirung des musikalischen Talents rührte, wie sie etwa bei Mozart und Beethoven gegenüber der Begabung ihrer Väter eintrat? Darauf kann ich denn freilich einen förmlichen Nachweis nicht liefern; ich könnte aber vielleicht mit der Gegenfrage antworten, woher denn die hohe poetische Begabung eines Goethe stammte, dessen Vater nichts weniger als dichterisch beanlagt war, wenn auch die Mutter, ohne selbst je gedichtet zu haben, doch in ihrem ganzen Wesen deutliche Begabung nach dieser Richtung erkennen liess? Wie konnte hier die dichterische Anlage der Mutter, die doch niemals geübt worden war, im Sohne eine so hohe Stufe erreichen? Wir dürfen eben nicht vergessen, dass dichterisches Talent keine einfache, sondern eine sehr zusammengesetzte Kraft ist, aus einer glücklichen Vereinigung mannigfacher Geistes- und Gemüthsanlagen zusammengesetzt, die bei Goethe nach seiner eigenen Andeutung theils vom Vater, theils von der Mutter herrührten. „Vom Vater hab' ich die Statur, des Lebens ernstes Führen, vom Mütterchen die Frohnatur, die Lust zum Fabuliren“ u. s. w. — So denke ich mir auch den musikalischen Genius eines Mozart nicht als eine einfache, sondern als eine sehr zusammengesetzte Kraft, etwa aus dem

feinen Gehör des Vaters, seiner Willenskraft und seinem Thätigkeitstrieb einerseits und dem heitern, lebensfrohen Sinn, der Feinfühligkeit und Weichheit der Mutter andererseits zusammengesetzt. Daraus mag denn jene unendliche Beweglichkeit des Geistes hervorgegangen sein, deren unermüdliches und gleichsam spielendes Schaffen immer wieder zu neuen Combinationen der zu musikalischen Motiven umgeprägten Stimmungen führte. Ein Psychologe würde uns gewiss noch weit tiefer in die Zusammensetzung dieses wunderbaren Geistes einführen können; ich möchte mich daran nicht wagen und habe nur zeigen wollen, dass die Steigerung des Musiksinnes, welche scheinbar vom Vater auf den Sohn hier und in so manchen anderen Fällen eingetreten ist, noch in ganz anderer Weise erklärt werden kann, als durch die unerwiesene Annahme einer vererbten Uebung. Wenn selbst der reine Musiksinn unverändert, d. h. ohne Steigerung vom Vater auf den Sohn übergeht, so kann dennoch eine bedeutende Steigerung musikalischer Erfindungs- und Schaffenskraft im Sohne dadurch zu Stande kommen dass in ihm andere, von mütterlicher Seite stammende Geistesgaben mit dem vom Vater ererbten reinen Musiksinn zusammentreffen, die diesem zu einer ungleich höheren Aeusserung verhelfen. Es gibt viele sehr musikalische Menschen, die aber selbst nichts Neues erfinden können; sogar ungewöhnliche musikalische Begabung kann vorhanden sein und dennoch eine förmliche Unfähigkeit, selbst wirklich neue musikalische Gedanken zu erzeugen; Beispiele liegen nahe. Wenn nun aber in dem Nachkommen einer solchen Persönlichkeit diese hohe receptive Musikbegabung mit einer, etwa von mütterlicher Seite herstammenden hohen Beweglichkeit des Geistes und Gemüthes verbunden wird, einer solchen, wie sie zu immer neuen Gedankencombinationen führen muss, so wird sich diese Gabe, neue Gedanken hervorzubringen, des Musiksinns bemächtigen und die wechselnden Einfälle, welche bei der Mutter vielleicht ganz anderer Art waren, werden bei dem Sohne musikalische Einfälle werden. Der

Musiksinn allein macht noch nicht den Tondichter aus, sondern erst seine Verbindung mit der Erfindungsgabe. Auf einer neuen Combination der geistigen Kräfte im Sohn beruht meiner Ansicht nach die Steigerung des musikalischen Genies von Vater zu Sohn, mit der natürlich zugleich auch noch eine Steigerung der Feinheit des reinen Musikgehörs verbunden sein kann, da jede Eigenschaft variirt und im Nachkommen schwächer oder stärker aufzutreten vermag, als sie beim Vorfahr vorhanden war.

Wir sind ganz von unserem Beweis abgekommen, dass äussere Anregung zur Entfaltung eines vorhandenen Musiksinnes nothwendig ist. Zwei That- sachen möchte ich dafür noch anführen. Erstens die, dass im 19. Jahrhundert fast alle namhafteren Tonsetzer, Sänger und Sängerinnen aus den grossen Städten herkommen, also dort geboren oder doch aufgewachsen sind, wo ihnen von früh an vielfache musikalische Anregung zu Theil werden konnte. Ich habe mir achtundneunzig solcher Fälle verzeichnet. Die zweite Thatsache liegt darin, dass erst in diesem Jahrhundert die Juden angefangen haben, Theil an der musikalischen Entwicklung zu nehmen; erst in diesem Jahrhundert treten Componisten jüdischer Herkunft auf, darunter gleich grosse Namen wie Meyerbeer, Mendelssohn, Halevy, Rubinstein, Moscheles, Felicien David und Andere. Offenbar hängt dies eng zusammen mit der Juden-Emancipation, die ihnen erst die Gelegenheit gab, den ihnen reichlich von der Natur zuge- theilten Musiksinn zur Entfaltung zu bringen. Es liegt darin zugleich noch ein weiterer Beweis, dass der Musiksinn der modernen Völker nicht durch die Uebung desselben in den vorangegangenen Jahrhunderten gesteigert worden sein kann; denn die Juden hatten solange keine musikalische Uebung, als die höhere Musik noch wesentlich mit dem christlichen Cultus verknüpft war; die Einführung der Musik in den jüdischen Cultus ist aber eine ganz moderne Einrichtung. In der ganzen Reihe der achtzehn Jahrhunderte, welche dem unserigen

vorhergingen, spielte die Musik keine Rolle im Leben der Juden, und dennoch ist bei ihnen ein hoher Grad von Musiksinn weit verbreitet; dennoch waren sie, sobald sie sich überhaupt der Ausbildung ihres Talentes widmeten, sofort im Stande, sich nicht nur auf die Höhe der modernen Musik emporzuschwingen, sondern auch selbst zur Weiterentwicklung der Kunst beizutragen. Das ist gewiss ein starker Beweis dafür, dass der Musiksinn seit Urzeiten im Menschen — wenigstens doch in den meisten Menschenrassen — verborgen liegt und zu jeder Zeit geweckt und auf jede Höhe gehoben werden kann.

Wenn nun aber das geistige Instrument, mit dem wir unsere Musik machen — ich meine erfinden und geniessen — schon seit aller Zeit gegeben war, warum hat der Mensch nicht schon zur Zeit der Pharaone Symphonien aufgeführt oder Oratorien? Die Antwort darauf lautet selbstverständlich: weil die Musik eine Erfindung ist, die, wie wir schon oben berührt haben, nur sehr allmählig im Laufe der Jahrhunderte zu ihrer heutigen Höhe gelangen konnte, und damit haben wir den Punkt bezeichnet, der den tiefen Unterschied zwischen Mensch und Thier an seiner Wurzel aufdeckt: der Mensch besitzt eine Tradition, er vervollkommnet und steigert seine Leistungen dadurch, dass die Errungenschaften der einen Generation der folgenden mitgetheilt werden; das Thier entbehrt zwar dieser Möglichkeit, von früheren Geschlechtern zu lernen, in seinen höheren Formen nicht ganz, besitzt sie aber doch nur in einem ungleich geringeren Grade. Ein junger Edelfink, der einsam aufwächst, singt auch ungelehrt den Schlag seiner Art, aber niemals so schön und vollkommen, wie wenn ihm ein alter vorzüglicher Sänger als Lehrer beigegeben wird. Es herrscht also bei ihm auch eine Tradition; aber die Grundformen des Finkenschlags sind doch schon in seine Organisation übergegangen, sie sind ihm angeboren; er spricht die Sprache seiner Art, auch wenn sie ihm nicht gelehrt wird. Sexuelle

Selection — so nehmen wir an — haben sie zu einem Bestandtheil seines Wesens gemacht.

Nicht so die Sprache des Menschen; sie liegt nicht als fertige Fähigkeit in seiner physischen Natur, vielmehr nur als eine mögliche Aeusserung derselben, die nur dann eintritt, wenn das Individuum in Verbindung bleibt mit denen, die vor ihm schon da waren, wenn ihm die Sprache gelehrt wird. Daher kann jedes menschliche Kind jede Sprache lernen; daher gibt es überhaupt keine einheitliche menschliche Sprache, sondern hunderte von Sprachen, deren jede ihre eigene Entwicklungsgeschichte, ihren Aufgang, Höhepunkt und Niedergang hat. Daher erscheint jede der verschiedenen Geistesäusserungen des Menschen gewissermassen als ein vom einzelnen Menschen unabhängiges geistiges Wesen, das seine eigene Geschichte hat, so nicht nur die Sprache, sondern ebenso sehr die Künste und die Wissenschaften. Sie alle würden nicht sein, besässe der Mensch nicht vor den Thieren das voraus, sein geistiges Können den Nachkommen zu überliefern, so dass diese davon Vorthail ziehen, sich von Anfang an auf den vom früheren Geschlecht errungenen Standpunkt stellen und von diesem aus zu einem höheren emporstreben können.

Das ist nicht neu — gewiss nicht; man hat von jeher gesagt, der Hauptunterschied zwischen Mensch und Thier sei der, dass Ersterer geistig entwicklungsfähig sei, Letzteres nicht. Allein ich zweifle, ob man sich dabei des eigentlichen Unterschiedes immer ganz klar bewusst war. Er ist in dem eben ausgesprochenen Satz nicht völlig befriedigend ausgedrückt, wie schon daraus hervorgeht, dass nach unserem jetzigen Wissen auch das Thier entwicklungsfähig ist, wenn auch in einem ganz anderen Sinne. Wir haben allen Grund zu der Annahme, dass die stete Umwandlung der Arten, wie sie in den vorausgegangenen Perioden unserer Erdgeschichte stattgefunden hat, auch heute noch stattfindet; dass auch heute noch Art-Umbildungen ihren langsamen, unmerklichen

Fortgang nehmen, wo immer die Umstände dazu treiben. Aber solch' eine Entwicklung einer Thierart zu einer neuen — sei sie auch mit Vervollkommnung und Steigerung ihrer Leistungsfähigkeit verbunden — ist doch ganz etwas Anderes, als das, was wir die Entwicklung des Menschengeschlechtes nennen.

Die Entwicklung einer Thierart wandelt dieselbe zu einer neuen um, sie verändert ihre physische Beschaffenheit, was man aber unter der „geistigen Entwicklung der Menschheit“ gewöhnlich versteht, bedingt keineswegs immer auch eine physische Veränderung, wenn auch nur unseres Gehirns, sondern geschieht ganz unabhängig davon. Sie stellt eine Steigerung der geistigen Errungenschaften der Menschheit als eines Ganzen dar, die Entstehung von Cultur im weitesten Sinne und nach allen denkbaren Richtungen. Indem dem Menschen die Tradition zu Gebote steht, wird es ihm möglich, auf jedem Gebiete seiner Geistes-thätigkeit die Geistesarbeit seiner Vorfahren da aufzunehmen, wo sie dieselbe gelassen haben und sie fortzuführen, um dann seinerseits wieder seinen Nachkommen das Ergebniss der Erfahrungen und Erkenntnisse des eigenen Lebens zu weiterer Fortführung zu hinterlassen. Am klarsten liegt das in der Geschichte der Wissenschaften vor, etwa in der der Naturwissenschaften, wo es sich um lange Reihen von That-sachen und Erkenntnissen handelt, welche sehr allmähig im Laufe der Jahrhunderte menschlichen Culturlebens gesammelt, erworben und stets wieder auf die Nachkommen überliefert werden mussten, damit die heutige Stufe unseres Wissens erreicht werden konnte. Wer heute geboren wird, der wird durch einige kurze Lehrjahre auf diese Stufe mit leichter Mühe emporgehoben und kann dann von da aus — falls es ihm glückt — vielleicht selbst noch einen oder den anderen neuen Schritt weiter vorwärts machen.

Vielleicht ist grade dieses Beispiel am geeignetsten, um das klar zu machen, worauf es mir hier in erster Linie ankam, nämlich zu zeigen, dass eine solche Entwicklung eines

Geistesgebietes durchaus nicht nothwendig mit einer Steigerung der geistigen Leistungsfähigkeit des Einzelnen verbunden gedacht werden muss. Es gehört schwerlich mehr Beobachtungsgabe oder mehr Scharfsinn dazu, um mit dem Mikroskop den Entwicklungsgang eines Infusoriums zu beobachten, als zur Zeit des Aristoteles dazu gehörte, um mit blossen Auge und einfachen Zerlegungsinstrumenten den Bau eines Tintenfisches festzustellen. Wenn wir also heute schwierigere Aufgaben lösen, als im Beginne dieses Jahrhunderts oder gar zur Zeit des Aristoteles, so liegt dies nicht daran, dass das menschliche Gehirn seither an Fassungskraft gesteigert, die Feinheit der Beobachtungsgabe zugenommen hätte, sondern daran, dass die Vorfahren uns höhere Aufgaben zur Lösung vorbereitet und uns mit besseren Mitteln zu ihrer Untersuchung ausgerüstet haben. Die Entwicklung der Musik darf so wenig von einer Vervollkommnung und Steigerung unserer Musikanlage abgeleitet werden, als etwa die Ueberlegenheit der heutigen Klaviervirtuosen über die zu Mozart's Zeit lebenden von einer seither eingetretenen Steigerung in der Geschicklichkeit der menschlichen Hand. Dieselben Hände, welche zu Bach's Zeiten ein nur sehr dürftiges und kahles Tongemälde auf dem Spinett hervorbringen konnten, würden, wenn sie einem Menschen unserer Zeit angehörten, auf einem Steinway- oder Bechstein-Flügel fast den Eindruck eines Orchesterstückes hervorzubringen können. Die Ursachen dieses enormen Unterschiedes sind mehrfache: einmal die seit jener Zeit allmählig zunehmende Vervollkommnung des Klaviers, auch eine Wirkung der Tradition, welche es erlaubte, auf den Errungenschaften der früheren Generation weiter fortzubauen; dann die damit schritthaltende Entwicklung der Klaviermusik und schliesslich die enorme Steigerung der Klaviertechnik, wie wir sie etwa durch die Namen Haydn, Mozart, Clementi, Hummel, Moscheles, Thalberg, Liszt bezeichnen können. Es

wird Niemandem einfallen, diese Steigerung der Technik von einer Vervollkommnung der menschlichen Hand fürs Klavierspiel abzuleiten, die durch die Uebung mehrerer aufeinander folgender Generationen entstanden wäre. Das wäre schon deshalb undenkbar, weil glücklicherweise doch nicht alle Menschen Klavier spielen, weil man auch gewiss nicht von Allen, welche spielen, behaupten kann, sie seien Virtuosen, und weil ferner die Kinder von Virtuosen in den seltensten Fällen wieder Virtuosen werden. Liszt's Vater war Rechnungsoffiziant, und von allen Klavierspielern der Gegenwart wüsste ich nur Pauer in London zu nennen, dessen Sohn wieder Klavierspieler geworden ist. Offenbar beruht auch hier die Möglichkeit höherer Leistungen nicht auf höherer Anlage, sondern auf der Ueberlieferung einer höheren Technik, die den jungen Künstler von Anfang an in Stand setzt, seine Hand nach höheren technischen Zielen hin einzuüben.

Ganz ebenso aber verhält es sich, wie mir scheint, mit der Musik selbst, ja mit allen Künsten: das Instrument in unsrer Seele, auf welchem wir Musik machen, sei es, dass wir sie selbst ausdenken oder dass wir sie von aussen empfangen, ist dem Menschen von Alters her gegeben und seither kaum vervollkommnet worden; allein er lernt es heute ausgiebiger benutzen, weil es von Anfang des Lebens an auf höhere Aufgaben eingeübt wird; innerhalb des Einzellebens aber ist der Musiksinn, wie jede Fähigkeit, einer weitgehenden Ausbildung durch Uebung fähig. Ich erinnere mich noch sehr gut, wie ich als dreizehnjähriger Knabe zum ersten Mal eine Symphonie und zwar die Beethoven'sche Pastoralsymphonie hörte. Wie klar und einfach erscheint sie uns heute, wo wir so viel verwickeltere Orchesterwerke zu hören gewohnt sind. Mir imponirte auch damals schon das gewaltige Meer von Tönen ungemein, und ich hörte mit dem grössten Intercsse zu, aber ich vermochte noch nicht, aus dem Gewirr der Töne stets die Motive zu sondern und Sinn und Verstand hineinzubringen. Erst die Uebung meines Musiksinnes durch öfteres Hören brachte dann die Fähigkeit, mehr und mehr auch das Einzelne

aus dem Gesamteindruck herauszuhören und es in Verbindung zu setzen mit dem Schwall von nebenherlaufenden Tonwellen.

Wenn aber der Musiksinn sich auch im Allgemeinen nicht gesteigert hat im Laufe der Zeiten, so muss er doch einmal entstanden sein, und es fragt sich, ob und wie wir dies vom Standpunkte des Naturforschers aus erklären, wie wir uns das Vorhandensein eines Musiksinnes überhaupt zurechtlegen können.

Versuche in dieser Richtung sind schon mehrfach gemacht worden und nicht erst seit dem Durchdringen des Descendenz-Gedankens, sondern schon im vorigen Jahrhundert. Wie der scharfsinnige Tonpsychologe C. Stumpf neuerdings in Erinnerung gebracht hat, beschäftigte die Frage nach dem Ursprunge der Musik besonders in Frankreich die Geister um die Mitte des vorigen Jahrhunderts sehr lebhaft. Jean Jacques Rousseau vertrat damals schon die Ansicht, nach welcher die Musik aus der Sprache, d. h. aus der erregten Rede entstanden ist, eine Meinung, die um dieselbe Zeit von Scheibe in Deutschland ausgesprochen wurde. Sie gerieth später wohl ganz in Vergessenheit, sonst hätte sie Herbert Spencer nicht von Neuem, und ohne Bezug auf seine Vorgänger zu nehmen, aufstellen und begründen können. Sie hat entschiedenen Widerspruch und eingehende Widerlegung gefunden und darf wohl heute als ein überwundener Standpunkt betrachtet werden. Weniger bestimmt kann dies von Darwin's Meinung gesagt werden, der, im Gegensatz dazu, den Gesang des Menschen älter sein lässt als die Sprache und ihn durch sexuelle Züchtung entstanden denkt. Allein auch dagegen lassen sich gewichtige Einwürfe geltend machen und sind auch in der That von verschiedenen Seiten, so besonders von Stumpf, geltend gemacht worden. Immerhin muss man zugeben, dass es schwer oder, besser gesagt, für jetzt unmöglich ist, zu entscheiden, ob nicht sexuelle Züchtung irgend einen Antheil an der Entstehung des Gesanges beim Menschen gehabt hat. Allein wäre dies selbst der Fall gewesen, so folgte daraus noch keineswegs, dass auch der Musiksinn selbst

auf diese Weise entstanden sein müsste; er könnte ja auch vorher schon dagewesen sein.

Es würde zu weit führen, wollte ich hier die Gründe ausführlich entwickeln, welche mir gegen die Entstehung des Musiksinnes durch sexuelle Selection zu sprechen scheinen. Ein Theil derselben liegt in der bereits besprochenen Thatsache, dass eine Steigerung dieser geistigen Anlage seit der Stufe der Naturvölker nicht stattgefunden hat, ein anderer Theil in den gleich noch vorzubringenden Erwägungen. Mir scheint die Erklärung des Musiksinnes in einer ganz anderen Richtung gesucht werden zu müssen; ich glaube, er ist überhaupt nicht als etwas Selbständiges, gewissermassen Beabsichtigtes entstanden, sondern ist einfach ein Nebenproduct unseres Gehörorganes. Dieses Letztere war nothwendig im Kampf ums Dasein und konnte desshalb durch Selectionsprozesse hervorgerufen und zur höchsten Vollkommenheit gesteigert werden. Eine Nebenleistung dieses Organes aber ist, wie mir scheint, der Musiksinn, und zwar eine in gewissem Sinn „unbeabsichtigte“.

Niemand wird der Ansicht beipflichten, dass die Hand des Menschen zum Klavierspiel geschaffen sei, d. h. dass sie so geworden ist, wie sie ist, damit der Mensch damit Klavier spielen könne. Sie ist vielmehr zum Greifen und feinen Tasten gebildet, und da dies sehr nützliche, im Kampf ums Dasein höchst werthvolle Fähigkeiten sind, steht nichts im Wege, die feinere Ausbildung der ja schon bei den Thieren vorhandenen Hand auf Selectionsprozesse zu beziehen. Durch diese wurde sie so fein gegliedert, so feinfühlig und so leicht beweglich, wie wir sie kennen und wie wir sie schon bei den niedersten Wilden vorfinden. Nun können wir aber mit diesen Händen Allerlei machen, was nicht vorgesehen war — wenn ich mich kurz so ausdrücken darf —, z. B. auch Klavier spielen, nachdem einmal das Klavier erfunden worden war, und ein wilder Afrikaner, wenn wir ihn als Kind in die Dressur nehmen wollten, würde unter Umständen die moderne Klaviertechnik ebenso gut lernen wie ein europäisches Kind.

Ganz ähnlich, möchte ich glauben, verhält es sich mit dem Musiksinn, überhaupt mit dem Kunstsinne. Er ist gewissermassen die geistige Hand, mit welcher wir auf unserer Seele spielen, eine Hand aber, die ursprünglich gar nicht dazu bestimmt war, d. h. die nicht aus der Nothwendigkeit, dass wir grade Musik empfinden sollten, entstanden ist, sondern aus ganz anderen Erfordernissen.

Dass dem so ist, bedarf einer etwas eingehenderen Begründung. Unsere Musikanlage besteht aus zwei Theilen, einmal aus dem eigentlichen Gehörorgan, d. h. aus dem äusseren, mittleren und inneren Ohr, welches die verschiedenen Töne in Nervenirregungen umsetzt, und zweitens aus dem Gehirntheil, der diese Nervenirregungen, wenn sie ihm durch den Gehörnerven zugeleitet werden, in Tonempfindungen verwandelt, also aus dem Gehörcentrum unseres Gehirns, der sog. Gehörsphäre.

Der erste Theil dieser Zweierheit: das eigentliche Gehörorgan, ist — soviel wir wissen — beim Menschen nicht wesentlich höher entwickelt als bei vielen Thieren; es ist auch nicht anders gebaut, so etwa, dass wir daraus schliessen könnten, es enthalte ein Vermögen mehr, als das der betreffenden Thiere, das Vermögen, Musik zu hören. Musik hören können die höheren Thiere ja auch, wie schon mein Hauskater zu beweisen scheint, der herbeikommt, sobald Klavier gespielt wird, um sich dann still neben den Spielenden zu setzen, gelegentlich auch demselben auf den Schooss zu springen, ja sogar auf die Klaviatur des Instrumentes. Von dem Hunde einer Berliner Familie ist mir bekannt, dass er in ähnlicher Weise jedesmal herbeikam, wenn musicirt wurde, oft aus entfernten Zimmern, indem er sich dabei die Thürklinken mit der Pfote öffnete. Aus bester Quelle weiss ich von einem Hunde, der für gewöhnlich durchaus häuslich lebte, der aber der Musik zulieb zeitweise vagabundirte. Jedesmal nämlich zur Zeit der Messe, die an seinem Wohnort, Frankfurt a. M., zwei Mal des Jahres stattfindet, war er nicht zu Hause zu halten. Sobald die sog. Bergknappen erschienen, welche zur

Messzeit auf den Strassen Frankfurts musiciren, rannte der Hund davon und folgte ihnen durch die Strassen der Stadt vom Morgen bis zum Abend. Man wusste das zu Hause schon und stellte ihm sein Fressen während der Messe erst am Abend hin.

Offenbar sind nun weder Katzen noch Hunde, noch andre, die menschliche Musik hörende Thiere für die Wahrnehmung dieser Musik geschaffen, — ich meine ihr Gehörorgan, welches so gut wie irgend ein andres Organ als Resultat von Naturzüchtung zu betrachten ist, kann nicht so geworden sein, wie es ist, damit Katzen und Hunde menschliche Musik empfinden können, denn das gewährt ihnen nicht den geringsten Nutzen im Kampf ums Dasein. Ohnehin sind sie sammt ihrem Gehörorgan viel älter als der Mensch mit seiner Musik. Das Vermögen dieser Thiere, Musik zu hören, muss also eine unbeabsichtigte Nebenleistung eines Gehörapparates sein, der aus anderen Gründen so geworden ist, wie wir ihn thatsächlich vorfinden.

Nun! Grade so verhält es sich — wenn ich nicht irre — beim Menschen. Auch der Mensch hat sein musikalisches Gehör nicht als solches erworben, sondern er hat ein sehr feines und hochentwickeltes Gehörorgan durch Selectionsprocesse erhalten, weil ihm dies im Kampf ums Dasein nothwendig war. Dieses Gehörorgan aber lässt sich zufällig auch zum Hören von Musik verwenden.

Dass sich dasselbe durch Naturzüchtung beim Menschen gebildet hat, soll nicht heissen, dass es nicht vielleicht schon während der vormenschlichen Zeit gebildet worden sein könnte. Wir kennen unsere direkten Vorfahren nicht, und wenn selbst später einmal ihre Reste gefunden werden sollten, so würden sich doch aus den im Knochen des Schädels gelegenen knöchernen Theilen des Gehörorganes nicht mehr die feinsten mikroskopischen Einzelheiten der Weichtheile entziffern lassen, welche dieselben während des Lebens überzogen. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass in der That die unmittelbaren Vorfahren des Menschen schon nahezu dasselbe Gehörorgan

hatten, das er heute besitzt, denn die heute lebenden Carriaturen des Menschen, die Affen, besitzen es in nahezu derselben Vollkommenheit. Allerdings liegt bis jetzt noch keine ganz ins Einzelne durchgeführte Untersuchung des Affengehørs vor, so wie wir sie durch Hasse und durch Retzius von den Gehörorganen einiger anderer Säugethiere besitzen. Wir können deshalb nicht sagen, ob der Umfang der Scala, welche die Affen hören, genau ebenso gross ist wie beim Menschen; dass sie aber ungefähr mit ihr stimmt, das darf wohl vermuthet werden.

Das Vermögen des musikalischen Gehørs, das Vermögen, die Intervalle der musikalischen Töne wahrzunehmen, beruht bekanntlich auf einem wunderbar complicirten Apparat, der in der sog. Schnecke des Gehörorganes angebracht ist. Dieses nach seinem Entdecker Corti benannte Organ besteht aus Tausenden von nervösen Hörzellen, von denen jede nur durch einen Ton bestimmter Höhe in Erregung versetzt werden kann. Dies wird dadurch bewirkt, dass jede auf einer frei durch die Höhle der Schnecke ausgespannten elastischen Faser, natürlich von mikroskopischer Feinheit, aufruht, auf einer gespannten Saite also, die nur durch einen bestimmten Ton in Schwingung versetzt wird. Nach der Zahl dieser Hörzellen können wir also — die Richtigkeit dieser Helmholtz'schen Deutung des Apparates vorausgesetzt — die Feinheit eines Gehörapparates beurtheilen. Je mehr Hörzellen vorhanden sind, um so feiner und um so umfassender hört das betreffende Thier. Die genauen Messungen und Zählungen von Retzius haben nun ergeben, dass beim Menschen 15,500 solche Hörzellen in der Schnecke vorhanden sind, bei der Katze 12,500, beim Kaninchen nur 7800. Daraus folgt, dass der Mensch ein vollkommeneres Gehör besitzt als diese beiden Thiere, wenn wir auch noch nicht genau angeben können, ob er bloss feiner hört, oder ob er auch in grösserem Umfang Töne wahrnimmt. Wahrscheinlich ist Beides der Fall. Unterschiede in der Zahl der Hörzellen kommen auch innerhalb der Gattung Mensch vor, wenn auch vielleicht nur in engen Grenzen, und

aus diesen Unterschieden erklärt es sich zum Theil, warum Einzelne viel weniger scharf hören, oder auch weniger tief oder hoch hören, als Andere. Ich selbst besitze zwar ein leidlich feines musikalisches Ohr, aber die hohen Töne, in welchen gewisse Arten von Heuschrecken musiciren, vermag ich nicht mehr zu hören, wenn auch Hunderte von ihnen zu gleicher Zeit geigen, und obwohl Andere ihren Gesang ohne Mühe wahrnehmen.

Wenn nun der Apparat für musikalisches Hören bei dem Kaninchen und der Katze im Wesentlichen derselbe ist wie beim Menschen, indem er sich nur graduell von ihm unterscheidet, so erhebt sich die Frage, wie derselbe entstehen konnte, da doch nur das Nützliche entstehen kann. Für diese Thiere, die nicht selbst musiciren, musste es ja eine gleichgültige Sache sein, ob sie musikalisches Gehör besaßen oder nicht, und die Entstehung ihres Gehörapparates muss deshalb aus anderen Nothwendigkeiten hervorgegangen sein. Welche aber waren diese?

Wieso war es nützlich im Kampf ums Dasein für die Säugethiere eine so grosse Menge von Tönen distinct wahrnehmen zu können, wie sie in ihrem Gehörapparate vorgesehen sind und wie sie das musikalische Hören der Möglichkeit nach einschliessen? Die Frage ist wohl noch niemals gestellt worden, und ich gebe auch gern zu, dass die Antwort darauf keine leichte ist, wenigstens dann nicht, wenn eine vollständige und in's Einzelne gehende Erklärung verlangt wird. Aber im Allgemeinen, scheint mir, lässt es sich wohl verstehen, wieso das Gehör dieser Thiere durch Naturzuchtung so hoch gesteigert und verfeinert werden musste. Die Thiere der Wildniss bedürfen eines sehr feinen Ohres; Raubthiere, z. B. wie die Katzen, müssen zunächst alle Töne hören und unterscheiden können, welche von ihren Beutethieren ausgehen. Daraus allein aber ergibt sich schon eine recht ansehnliche Scala, die z. B. für unsere Wildkatze vom Girren der Holztaube, dem Ruf des Kuckucks durch alle Töne

hindurchgeht, welche die Amsel, der Fink, Hänfling, Zeisig, die Drossel, der Fasan hervorbringen. Aber auch die Töne des Feindes muss das Thier der Wildniss hören und von anderen unterscheiden können, nicht nur das von vielen Räubern verfolgte Beutethier, wie der Hase (Kaninchen), sondern auch ein Raubthier, denn auch dieses muss für sich selbst und seine Jungen auf der Hut sein gegen andere Räuber, muss das Geheul des hungrigen Wolfes vom Bellen des Fuchses und Hundes unterscheiden, die tiefen Töne des Uhu, das Geschrei des Adlers und Geiers hören können, vom Menschen abgesehen, dessen Existenz erst nach der Feststellung des Gehörorganes dieser Thiere begann und dessen Einfluss auf sie kein umgestaltender sein konnte, weil er ein vernichtender war.

So musste wohl das Gehörorgan dieser Thiere ein umfassendes werden und einerseits ziemlich tiefe, andererseits sehr hohe Töne enthalten. Es musste auch wohl eine gleichmässige Scala von Tönen sich entwickeln, ohne Lücken, weil sonst die Abstände verschiedener Töne nicht richtig hätten geschätzt werden können. Freilich beschleicht uns trotz alledem immer noch ein Gefühl der Bewunderung und des Staunens, wenn wir sehen, wie ungemein hoch entwickelt diese Scala des Gehörs bei Säugethieren ist, und wir können dies nur dann einigermaßen begreifen, wenn wir uns recht lebhaft vorstellen, wie die Existenz der Thiere der Wildniss zum grossen Theil auf der äussersten Feinheit ihrer Sinnesorgane beruht. Sie dürfen niemals in Ungewissheit darüber bleiben, ob ein Laut, der zu ihrem Ohre dringt, von einem Feind oder von einem Beutethier herrührt. Jede Verwechslung könnte verhängnissvoll für sie werden und würde, falls sie sich öfter wiederholte, unnachsichtlich so zu sagen mit dem Tode bestraft. Würde die Stimme eines Feindes für die eines Beutethieres genommen, so würden sie ihrem Verderben grade in den Rachen laufen; aber auch die umgekehrte Verwechslung müsste bald zu ihrem Untergang führen, denn die Nahrung für ein Raubthier ist fast immer spärlich, und die Gelegenheit, sie zu erwerben, darf nicht oft versäumt werden,

falls der Räuber nicht dem Hungertod überliefert werden will. Nicht umsonst streicht der Fuchs Tage und Nächte lang umher, nach Beute spähend, jeden leisesten Laut vernehmend und stets bereit, auf die Beute zu stürzen, oder aber zu flüchten; nicht umsonst auch ist der Hase ein so sprichwörtlich zaghaftes Thier: er bedarf dieser äussersten Erregbarkeit auf jedes Geräusch und jeden Laut hin, falls er als Art unter den Lebendigen bleiben will. So verstehen wir es vielleicht bis zu einem gewissen Grade, dass schon das Kaninchen 7800 Hörzellen in seinem Gehörorgan hat, trotzdem dies auf eine ganz erstaunliche Feinheit des Gehörs schliessen lässt. Wenn wir auch schwerlich annehmen dürfen, dass jede der 7800 Hörzellen auf einen anderen Ton abgestimmt ist, vielmehr wohl mindestens die vier in je einer Querreihe stehenden Hörzellen demselben Ton vorstehen, so bleibt doch immer noch eine überraschend grosse Zahl differenter Tonempfindungen übrig, nämlich ungefähr 2000. Wie überaus fein aber ein Gehör ist, welches auch nur 1000 verschiedene Töne wahrnehmen kann, das erkennt man, wenn man sich erinnert, dass unsere Concertflügel nur 87 verschiedene Töne enthalten. Rechnen wir nun auch einen etwas grösseren Umfang der Gehörscala, also etwa 100 Töne vom Abstand eines halben Tones, so kommen dennoch auf das einzelne Intervall eines halben Tones etwa 19 verschiedene Zwischentöne. Wir selbst können — falls unser Gehör sehr fein geübt ist — zwischen den Tönen a und b noch etwa 30 Zwischentöne unterscheiden, etwas mehr, als der Unterschied in der Zahl der Schallschwingungen ausmacht, welche bei $a = 440$, bei $b = 467,5$ betragen.

Wenn nun das eigentliche Gehörorgan der höheren Thiere einen so hohen Grad von Vollkommenheit besitzen musste, um im Kampf um's Dasein auszureichen, so leuchtet ein, dass auch der Gehirntheil, welcher die Tonempfindungen zu Stande kommen lässt, die sog. Hörsphäre, dementsprechend hoch organisirt sein musste. Ja, wir dürfen mit Bestimmtheit annehmen, dass auch jene Lage von Nervenzellen und -Fasern

der Hörsphäre, welche dem Gedächtniss der Gehörwahrnehmungen dienen, das sog. „Erinnerungsfeld“, in entsprechend hoher Weise ausgebildet war. Denn wie Aristoteles schon sagte¹⁾, „wären die Thiere ohne Gedächtniss nicht fähig, auch nur die Ungleichheit zweier aufeinander folgender Töne zu fassen“. Vermöchten sie aber dies nicht, so würde ihnen ihr feines Gehörorgan von sehr geringem Nutzen sein; sie wären dann ausser Stande, den Laut eines Feindes von dem eines Beutethieres zu unterscheiden, denn sie könnten keine Vergleichung des eben gehörten Tones mit einem früher gehörten anstellen, da der letztere aus ihrem Bewusstsein vollständig wieder geschwunden wäre.

Leider können wir nur in wenigen Fällen uns ausreichende Gewissheit darüber verschaffen, in wie weit ein Thier im Stande ist, unsere Musik wirklich aufzufassen. Doch scheint dies in ziemlich hohem Grade der Fall zu sein, denn es ist bekannt, dass Cavalleriepferde die Signale, welche vom Trompeter geblasen werden, oft ebenso genau kennen wie ihre Reiter, und die entsprechenden Bewegungen machen, ehe sie von diesem dazu angehalten werden.

Besonders an manchen Vögeln, die ja in geistiger Beziehung weit unter den genannten Säugern stehen, haben wir einen guten Beweis dafür, dass unsere Musik von Wesen gehört und richtig aufgefasst werden kann, die ihren Gehörapparat nicht zu diesem Zweck erworben haben können. Ich meine dabei besonders solche Vögel, welche selbst keinen oder nur einen sehr einfachen Gesang haben und welche dennoch im Stande sind, nicht nur den schöneren Gesang anderer Vögel, sondern auch menschliche Melodien nachzupfeifen.

Am auffallendsten ist dies bei manchen Papageien der Fall, die kurze Melodien ganz gut und rein nachpfeifen lernen. Sie besitzen also den zum Hören von Musik nöthigen Gehörapparat, obgleich sie nicht selbst Musik machen.

¹⁾ Ich citire nach C. Stumpf, „Tonpsychologie“, Bd. I. S. 279.

So erscheint denn unsere Annahme wohl begründet, nach welcher der Mensch den Gehörapparat, wie er für seine Musik unerlässlich ist, schon besass, ehe er noch Musik machte, dass derselbe nicht erst durch das Musikmachen seine jetzige Höhe erreicht hat. Die Fähigkeit des Menschen, Musik zu hören, muss jedenfalls keine primäre, direkt um ihrer selbst willen erworbene sein, sie kann vielmehr in der That sehr wohl als eine secundäre, „unbeabsichtigte“ Nebenleistung seines aus anderen Nothwendigkeiten heraus hochentwickelten Gehörapparates aufgefasst werden.

Man könnte dem zwar entgegenhalten, es lasse sich weder aus dem feinsten Bau der Schnecke noch selbst aus der Fähigkeit, eine umfassende Scala von Tönen zu unterscheiden, erweisen, dass auch Musik als solche aufgefasst werden müsste, dass wir Terzen, Quinten u. s. w. hören können; es wäre also denkbar, dass das Musikhören doch noch auf einer anderen, bisher unbekannten Eigenthümlichkeit des Gehörapparates beruhe, die zu der des feinen Hörens überhaupt noch hinzukommen müsse und deren Entstehung deshalb auch eine besondere Erklärung verlange. Dieser Einwurf ist aber nicht stichhaltig, weil Thiere wie das Pferd und der Papagei thatsächlich Musik hören, obwohl bei ihnen eine besondere Einrichtung dafür nicht angenommen werden kann. Die Grundlage des Einwurfes ist trotzdem richtig, insofern wir bloss aus der Kenntniss unseres Gehörapparates die Fähigkeit, Musik zu hören, nicht erweisen können. Aber ebenso gut könnte man auch behaupten, unsere Hand müsse zum Klavierspiel besonders erschaffen sein, denn allein aus ihrem Bau liesse sich nicht erweisen, dass die Finger so rapide Bewegungen machen könnten, wie die Läufe der Virtuosen sie uns vorführen. Man könnte noch hinzufügen, dass Hand und Finger im Naturzustande des Menschen niemals so rasche Bewegungen auszuführen haben, dass sie folglich auch ursprünglich nicht darauf eingerichtet sein könnten, und dass somit ihre heutige Fähigkeit dazu auf sexueller Selection oder vererbter Uebung beruhen müsse.

Dasselbe liesse sich auch in Bezug auf die raschen Bewegungen der Finger beim Schreiben sagen, aber es beruhte dies Alles doch nur auf einer irrigen Anwendung des Nützlichkeitsprincips, welches allerdings ausschliesst, dass ein Organ durch Selectionsprozesse über den höchsten Punkt thatsächlichen Nutzens hinaus gesteigert wird, durchaus aber nicht, dass es durch Uebung im Einzelleben zu einem anderen, als dem ursprünglichen Gebrauche tauglich gemacht wird.

Ein ernsthafterer Einwurf läge in dem Hinweis auf die gänzlich Unmusikalischen. Es lässt sich nicht bezweifeln, dass es ihrer gibt, wenn auch die meisten sog. unmusikalischen Menschen wohl nur solche sind, deren Musikanlage nicht zu rechter Zeit geübt wurde. Wirklich unmusikalische Menschen hören Geräusch und Töne aller Art anscheinend so gut wie musikalische, sie vermögen nur nicht musikalische Intervalle zu unterscheiden, eine Melodie aufzufassen und wiederzugeben, geschweige denn Harmonien zu zerlegen. Wenn nun ihr Gehörorgan ebenso wohlentwickelt ist, wie das des Musikalischen, so scheint darin ein Beweis dafür zu liegen, dass das musikalische Gehör doch etwas Anderes ist, als das gewöhnliche Gehör, dass es zu diesem noch hinzukommt, folglich nicht eine blosse unvermeidliche Nebenleistung desselben sein kann, sondern in der That eine eigene Erklärung seiner Entstehung verlangt.

So scheint es, aber ich glaube nicht, dass es so ist. Die Voraussetzung nämlich, dass das Hören des Unmusikalischen ebenso wohlentwickelt sei, als das des Musikalischen, ist durchaus unerwiesen, und ich muss sie für sehr unwahrscheinlich halten. Leider besitzen wir noch keine hinreichend genauen Untersuchungen über das gewöhnliche, ich meine das nicht musikalische Hören der Unmusikalischen und noch viel weniger Untersuchungen über den feinsten Bau ihres Gehörapparates; allein aus dem, was wir über ihr musikalisches Hören wissen, geht schon hervor, dass auch ihr gewöhnliches Hören kein vollkommenes sein kann, so wenig als der Bau ihres Gehörapparates ein normaler.

Der Begriff des Unmusikalischseins ist überhaupt ein relativer. Mozart besass ein so wunderbares Gedächtniss für die absolute Tonhöhe, dass er die Differenz von einem halben Viertelton, um welchen seine eigene Geige höher gestimmt war als eine andere, die er zwei Tage vorher gespielt hatte, sofort bemerkte. Viele Menschen aber, die wir noch als sehr musikalisch anerkennen, haben für die absolute Tonhöhe nur ein sehr schwaches, man möchte fast sagen, gar kein Gedächtniss. Sie können nicht angeben, ob ein ihnen vorgespieltes Stück aus A, C oder F geht; sie haben fast nur Intervallgedächtniss; wenn nur die relativen Tonverhältnisse innerhalb des gespielten Stückes richtig sind, fühlen sie sich befriedigt. Allerdings liegt dies wohl häufig am Mangel an Uebung und hängt mit der grossen Rolle zusammen, welche das Klavier bei der Erziehung der Musikalischen spielt. Dem Geiger liegt sein A viel fester im Gehör und hat für ihn ein viel individuelleres Gepräge, als irgend ein Ton der Klavierscala für den Klavierspieler. Allein es gibt zweifellos auch Unterschiede der Anlage in Bezug auf das Gedächtniss für die absolute Tonhöhe. Steigen wir noch weiter herab von der höchsten Höhe der Musikanlage, so finden wir auch die Intervallwahrnehmung mangelhaft, und zwar in den verschiedensten Graden bis hinab zu jenem, von Grant Allen untersuchten Mann, der absolut unfähig war, „eine Differenz des Tones von zwei benachbarten Klaviertasten zu bemerken“. Ein solcher Gehörfehler nun lässt sich nur durch die Annahme irgend einer Unvollkommenheit im Bau des Gehörorgans erklären und zwar in diesem Falle wohl durch einen Defect im Bau des Corti'schen Organes. Ein solches Gehörorgan würde uns also nicht etwa das hypothetische Urgehör des Menschen zeigen, bevor dasselbe musikalisch geworden wäre, sondern es wäre einfach ein entartetes Gehörorgan. Ein vollkommenes, normales Gehörorgan muss immer zugleich auch ein musikalisches sein, und zwar nicht blos in Bezug auf das Intervallgehör, sondern auch in Bezug auf die Wahrnehmung der absoluten Tonhöhe. Denn schon die Thiere

müssen die Fähigkeit besitzen, einen einzeln gehörten Ton für tiefer oder höher als irgend ein anderer in ihrem Gedächtniss aufbewahrter Ton zu erkennen und würden tausend bedenklichen Täuschungen ausgesetzt sein, wenn sie dies nicht vermöchten. Gewiss wird man das Gehör eines Mozart nicht als das ursprüngliche, normale Gehör der Menschheit ansehen wollen, wird es vielmehr als ein abnormes betrachten, welches ebensoviel über das normale hinausging, als das Gehör mässig Unmusikalischer darunter gesunken ist; dass aber auch beim Culturmenschen die Wahrnehmung der absoluten Tonhöhe bis zu einem gewissen Betrage immer noch erhalten geblieben ist, bezeugt uns selbst jener Unmusikalische Grant Allen's, der tiefe und hohe Töne als solche erkannte, wenn er auch beim Spielen von Tonleitern keine deutliche Abgrenzung der Töne bemerken konnte.

Die verschiedenen Stufen des Unmusikalischseins scheinen mir also alle auf einem unvollkommenen Bau des Gehörorgans, auf einem mehr oder minder starken Herabsinken von seiner ursprünglichen Höhe beruhen zu müssen. Fehler und Entartungen kommen bekanntlich an allen Theilen des Körpers vor, können aber am wenigsten bei einem Organ überraschen, welches, wie das Gehörorgan des Menschen, heute nicht mehr die entscheidende Rolle für die Erhaltung der Art spielt, die es noch vor wenigen Jahrtausenden gespielt haben muss, als der Mensch noch im Naturzustande lebte. Damals bedurfte er noch in demselben Masse des feinsten Gehöres, wie die Thiere der Wildniss, während der heutige Culturmensch in seiner Existenz nicht mehr von der Schärfe und Vollkommenheit seines Gehörs abhängt. Es ist bis zu einem gewissen Grad gleichgültig für ihn, ob er alle 15,500 Hörzellen besitzt oder nicht. Solche Personen aber, bei welchen die Zahl, oder vielleicht auch der feinste Bau der Hörzellen oder die Spannung der Membran, auf welcher sie aufsitzen, abnorm beschaffen ist, werden vermuthlich die musikalischen Intervalle nicht mehr scharf, oder auch schliesslich gar nicht mehr zu beurtheilen vermögen, — sie sind unmusikalisch.

Damit soll nun keineswegs behauptet werden, das Unmusikalischsein könne nur auf Fehlern im Bau des Corti'schen Organs beruhen. Die Ursache liegt vielleicht in anderen Fällen in einem Defecte der sogenannten Hörsphäre, von welcher oben schon die Rede war, als von derjenigen Stelle unseres Gehirns, an welcher die durch Schallwellen in unserem Ohre erzeugten Nervenenerregungen in die Empfindungen umgesetzt werden, die wir Töne nennen. Gewisse Arten von Unmusikalischsein deuten sogar darauf hin, dass sowohl Gehörorgan als Hörsphäre völlig normal beschaffen sein können, dass aber eine weniger vollkommene und vielseitige Verbindung der Hörsphäre mit den übrigen Gehirncentren die geistige Verarbeitung der richtig gehörten Musik vereitelt. Solche Fälle erhalten eine interessante Beleuchtung durch die merkwürdigen und ungemein wechselnden Krankheitsbilder der Aphatischen und Amusischen, bei welchen durch Verletzung einer kleinen Stelle des Gehirns die Fähigkeit, Musik aufzufassen oder hervorzubringen, theilweise oder ganz aufgehoben ist, meist in Verbindung mit Sprachstörungen. Ausser den älteren, von Kussmaul in vorzüglicher Weise verarbeiteten Beobachtungen, haben in neuerer Zeit unter den deutschen Pathologen besonders Kast, A. Knoblauch und H. Oppenheim interessante Beiträge zu diesem schwierigen und verwickelten Gebiete geliefert, auf welches an dieser Stelle natürlich nicht näher eingegangen werden kann.

Hier kam es nur darauf an, zu zeigen, dass das Unmusikalischsein immer auf einem Defecte des anatomischen Baues beruhen muss, sei es nun des Gehörapparates selbst, oder der Hörsphäre, oder ihrer Verbindungen. Verhält sich dies aber so, dann kann die Existenz von Unmusikalischem keinen Einwurf gegen die hier vorgetragene Ansicht von dem Ursprung des Musiksinnes bilden.

Dürfen wir nun aber wirklich annehmen, dass die Musikanlage der ältesten Urmenschen schon dieselbe war, welche wir heute besitzen? Ist es denkbar, dass damals schon Menschen geboren wurden, die, auf einer unserer Musikschulen

erzogen, einen Haydn, Mozart oder Beethoven geliefert haben würden, oder auch nur einen gewöhnlichen Musikverständigen unserer Tage?

Ich glaube, dass wir dies in keinem Falle annehmen dürfen, und zwar einfach deshalb nicht, weil offenbar zu dem Verständniss der heutigen höheren Musik nicht bloss der musikalische Apparat unseres Ohres und unserer Hörsphäre gehört, auch nicht nur die gehörige Einübung und Durchschulung desselben im Laufe des Einzellebens, sondern noch etwas Anderes, was sogar geradezu als unerlässliche Vorbedingung höheren Musikverständnisses erscheint, nämlich eine feinfühlige, eindrucksfähige, hochentwickelte Seele!

Auf diesen Punkt muss ich noch etwas näher eingehen. Die öfters genannte „Hörsphäre“ ist nicht etwa blos theoretisch angenommen, wir kennen sie vielmehr mit ziemlicher Sicherheit. Wird bei einem Hunde oder Affen eine bestimmte Stelle im Schläfenlappen des Grosshirns auf beiden Seiten zerstört, so werden die Thiere taub, obwohl ihr Gehörorgan selbst ganz unverletzt geblieben ist. Der Eingriff in die Gesundheit des Thieres ist kein schwerer, die Thiere leben weiter, aber — sie hören nicht mehr. Wohl wird auch jetzt noch der Schall durch ihren Gehörapparat in Nervenirregung umgesetzt, diese Erregungen — den einzelnen Tönen entsprechend — werden auch noch immer, wie früher, dem Gehirn durch den Hörnerven zugeleitet, aber im Gehirn fehlt das Organ, welches im Stande ist, sie in Tonempfindungen umzusetzen und zum Bewusstsein zu bringen; die Thiere sind „seelentaub“, wie der technische Ausdruck lautet.

Wenn man nun umgekehrt im Stande wäre, die sämtlichen anderen Partien des Grosshirns zu entfernen, die Hörsphäre aber unberührt zu lassen, so würde zwar der mechanische Process, der zur Erzeugung von Tonempfindungen nöthig ist, noch immer vor sich gehen, allein das Thier oder der Mensch würde doch nichts hören, weil Nichts mehr in seinem Gehirn da wäre, was sich der Hörempfindung bewusst

werden könnte. Mit dem übrigen Grosshirn wäre der gesammte Intellect beseitigt mit allen seinen Nebenkraften, wie Gemüth, Phantasie, Willen, Selbstbewusstsein. Es fehlt die „Seele“, und so können auch die schönsten musikalischen Tonempfindungen, die in der Hörsphäre zu Stande gebracht werden, nicht zur Wahrnehmung gelangen, weil eben nichts mehr da ist, was wahrnehmen kann.

Ich habe diesen unausführbaren Fall nur deshalb vorgebracht, um daran zu zeigen, dass die Art, wie Musik wahrgenommen wird, nicht bloß von der Hörsphäre abhängt, sondern ebenso sehr von dem, was hinter der Hörsphäre sitzt und die von ihr ausgestalteten Tonbilder aufnimmt und auf sich wirken lässt — von der „Seele“. Ist — wie in dem eben angenommenen Falle — gar keine „Seele“ vorhanden, dann wird nichts von all den Tonbildern wahrgenommen; ist eine hochentwickelte, stimmungs- und gedankenreiche Menschenseele vorhanden, dann können die durch- und gegeneinander laufenden Stimmen einer polyphonen Musik als reizvolle musikalische Architektonik empfunden werden, als ein reiches Kunstgebilde, dessen einzelne Theile in sinnvollem Zusammenhang stehen, aus einander hervorgehen, in einander zurücklaufen, dessen einzelne Tonbilder in immer neuen Verschiebungen zu immer neuen interessanten Combinationen sich gestalten. Ist es aber nur das relativ niedrig organisirte Gehirn eines Thieres, z. B. eines Papageien, so vermag dessen Geisteskraft dieses verwickelte Tongemälde nicht zu bewältigen und empfindet nur ein vielleicht dennoch angenehmes Tongewirr. Auch durch noch so lange Uebung wird der Papagei nicht dahin kommen, der Stimmführung des Musikstückes zu folgen, weil ihm dazu der nöthige Grad von Intelligenz fehlt. Dass er die Musik als solche hört, das beweist uns sein Nachpfeifen, aber selbst darin bringt er es nicht weit und pfeift immer nur kurze Stücke, weil er eben den Zusammenhang der Theile nicht begreift. Nun ist es gewiss immer noch ein sehr grober Unterschied, der zwischen der Musikempfindung durch das Papageiengehirn und der durch das Menschengehirn.

Allein grade deshalb ist diese Gegenüberstellung vielleicht am besten geeignet, klar zu machen, worauf es hier ankommt, dass nämlich ein und dasselbe Gehörorgan sammt der dazu gehörigen Hörsphäre eine ganz verschiedene Wirkung auf die „Seele“ hervorbringen muss, je nachdem diese selbst niedriger oder höher geartet ist. Die „Seele“ wird gewissermassen von den musikalischen Nervenschwingungen der Hörsphäre gespielt, wie ein Instrument; je vollkommener dieses Instrument ist, um so grösser muss die Wirkung ausfallen. So wird die Erfassung unserer Musik auch von Seiten der höchsten Thiere, wie Hund, Katze und Pferd, immer noch eine sehr unvollkommene sein, selbst was die rein formalen Beziehungen der Accorde und Tonfolgen angeht, weil ihre Seele noch zu nieder beschaffen ist, weil ihr Verstand noch kein Interesse daran findet, den reichen Verschlingungen der Stimmführung zu folgen. Er ist nicht fein und scharf genug, um die wechselnden Unterschiede in der Combination der Klänge überhaupt nur aufzufassen, wie es denn rein geistige Interessen überhaupt nicht für ihn gibt. Aber auch für die affectionelle Wirkung der Musik sind diese Thierseelen nur in aller rohester und allgemeinsten Weise zugänglich. Musik berührt sie entweder angenehm oder unangenehm, zieht sie an, ganz unabhängig von dem, was wir den Charakter eines Musikstückes nennen. Jener Hund, der der Messmusik nachzog, wird sich vermuthlich bei jedem Stück, das die Strassencapelle spielte, angenehm berührt gefühlt haben, einerlei ob es in Dur oder Moll ging, eine Polka oder ein Trauermarsch war. Die feineren Unterschiede, die uns so mächtig berühren, waren für ihn wohl überhaupt nicht vorhanden; ihn rührte nur der Klang an und für sich, das reine „Tonmaterial“, während dieses grade für uns und bei unserer besten Musik weit an Bedeutung zurücktritt gegen die Musikform. Was uns an der Musik in erster Linie erfreut und interessirt, ist eben grade die Eigenthümlichkeit und der Reichthum der musikalischen Formen, wie dies Hanslik in seiner berühmten Schrift über

das „Musikalisch-Schöne“ in so vortrefflicher Weise dargelegt hat. Wir können eine Symphonie auch im Klavierauszuge geniessen, ja sogar beim blossen Lesen der Noten, falls wir Uebung genug darin besitzen, und zwar nicht einmal bloss in formaler Beziehung, sondern ebenso gut auch in ihrer affectionellen Wirkung und Bedeutung. Wir können dadurch in traurige oder freudige u. s. w. Stimmung versetzt werden, und wir können in dem Musikstück die Darstellung menschlicher Stimmungen (nicht „Gefühle“, wie meist gesagt wird) zu erblicken glauben. Man wird zugeben, dass mindestens von diesem letzten Theil der Musikwirkung kein noch so hoch stehendes Thier jemals eine Ahnung bekommen kann, auch wenn wir sein Gehör und seine Hörsphäre das ganze Leben hindurch auf Musik einübten — einfach, weil hinter seinem Gehör- und Musiksinne keine entsprechende, hochorganisirte Seele steht.

Nun, ganz dasselbe, nur in geringeren Unterschieden, muss für die verschiedenen Entwicklungsstufen der Menschenseele Geltung haben. Wenn der Urmensch nicht schon die gleiche Seele besessen hat, wie wir, wenn sein Intellect und Alles, was von ihm abhängt, im Laufe der Jahrtausende sich noch bedeutend geschärft und vertieft hat im Kampf ums Dasein, dann muss auch seine Fähigkeit, Musik aufzufassen, im Laufe der Zeiten zugenommen haben.

Aus diesem Grunde kann keine Rede davon sein, dass unter den Urmenschen etwa schon verkappte Beethoven enthalten waren', ja, ich zweifle sogar bedeutend daran, dass solche unter den heutigen Australiern oder Negern umherwandeln. Dazu gehört nicht nur der stark entwickelte Musiksinne, sondern auch eine reiche, grosse, tief erregbare Seele, wie sie erfahrungsgemäss erst der höher entwickelte Intellect mit sich bringt. Ich gehe aber noch weiter; ich glaube auch nicht, dass irgend einer der Urmenschen, wenn er uns heute als Kind überliefert werden könnte, durch Schulung und Erziehung zu demselben Grade musikalischen Verständnisses

entwickelt werden könnte wie unsere Kinder. Die angeborene höhere Seelenanlage würde dazu fehlen.

Das scheinen insofern nur unbeweisbare Vermuthungen zu sein, als wir den Urmenschen nicht mehr zur Verfügung haben. Den Australier hätten wir noch, doch sind meines Wissens derartige Versuche bisher nicht gemacht worden. Sollten sie aber auch niemals ausgeführt werden, so wird doch so viel immer feststehen, dass der Urmensch niederere seelische Vermögen, vor allem geringere Intelligenz besessen haben muss als der Culturmensch — das liegt schon im Begriff, und das genügt für unsere Schlussfolgerung.

So werden wir also annehmen dürfen, dass sich die Empfänglichkeit des Menschen für Musik im Laufe seiner intellectuellen Entwicklung gesteigert hat, d. h. so lange, als sein Intellect noch einer wesentlichen Steigerung fähig war. Genau anzugeben, bis zu welcher geschichtlichen Periode eines bestimmten Volkes oder einer Völkergruppe dies der Fall war, ist nicht thunlich, besonders da wir ja nicht wissen, ob der Geist des Menschen nicht auch heute noch in langsamer und deshalb unmerklicher Weiterentwicklung begriffen ist. Um aber ungefähr anzudeuten, wie ich diesen Gedanken verstehe, will ich nur sagen, dass mir die Völker des „Alterthums“, d. h. die antiken Culturvölker des Mittelmeeres, so weit ihre Geschichte zurückreicht, bereits diese höchste Stufe des Intellectes erreicht zu haben scheinen. Sollte seither bei den europäischen Völkern noch eine weitere Steigerung eingetreten sein, so war sie sicherlich so unmerklich klein, dass dies auch auf die Empfänglichkeit der Seele für Musik keinen nennenswerthen Unterschied ausgemacht haben kann. Eine Zeit, welche Gesetzgeber, wie Moses und Solon, Dichter wie Homer oder Sophokles, Philosophen und Naturforscher wie Aristoteles, Plato und Archimedes hervorbrachte, welche die ägyptischen Tempel und Pyramiden, die griechischen Göttergestalten schuf, zeigt uns den Menscheng Geist unzweifelhaft auf seiner Höhe. Eine Zeit, welche weiter der christlichen Moral die Entstehung gab mit aller ihrer Milde und Versöhnlichkeit,

zeigt uns, dass auch nach der Seite des Gemüthes hin der Geist damals schon hoch entwickelt war.

Wir dürfen also sicher annehmen, dass die Völker des Alterthums bereits nach jeder Richtung hin dieselbe Fähigkeit zur Musik besessen haben wie wir, und dass die Zeit der Steigerung der Intelligenz, wenn nicht ausschliesslich, so doch gewiss zum allergrössten Theil noch weit hinter ihnen zurück liegt.

Wenn aber trotzdem die Musik des Alterthums noch eine so dürftige war, so liegt das daran, dass — wie wir gesehen haben — Musik und Musikanlage der Menschen ganz verschiedene Dinge sind, von denen die Letztere allein auf der physischen Beschaffenheit des Körpers und Geistes, die Erstere aber zugleich auf einem allmäligen Entwicklungsprocess durch Ueberlieferung beruht. Die Musik ist eine Erfindung und beruht auf der Tradition, dem Vermögen, auf welchem die gesamte Steigerung des Culturlebens, auf welchem die Entwicklung der Sprache, der Wissenschaften und ihrer praktischen Anwendungen, sowie jeglicher Seite der Kunst beruht.

Auch die bildende Kunst hat sich nicht entwickelt, d. h. gesteigert und vervollkommnet, weil unsere physischen Mittel, mit der wir sie ins Werk setzen, gewachsen wären. Das menschliche Auge hat sich sicherlich seit den Zeiten der niedersten Cultur, ja seit der Zeit des Urmenschen nicht vervollkommnet, und ebenso wenig der dazu gehörige Gehirntheil, die Sehsphäre; aber die künstlerischen Errungenschaften der Generationen haben sich aufeinander aufgebaut, bis das ganze, reich gegliederte Gebäude der heutigen bildenden Kunst daraus entstanden ist. Auf diesem Gebiete ist es noch leichter, den Nachweis zu führen, dass das Werkzeug, mit dem wir die Kunst erfunden haben, längst vor der Kunst in aller seiner heutigen Vollendung schon da war, und dass es nicht für die Kunst, sondern für die Rettung der Existenz als Waffe im Kampf ums Dasein entstanden ist. Die Wichtigkeit des schärfsten Auges für die Erhaltung der Stammform des Menschen leuchtet ein. So ist also auch die bildende

Kunst in dem eben erläuterten Sinn nur eine unbeabsichtigte Nebenleistung eines nicht für diesen Zweck entstandenen Vermögens.

Wohl reicht der Anfang der Kunst weit zurück bis in die dunkeln Zeiten der Höhlenmenschen; aber so früh sie auch begann, sie bedurfte langer Zeiten zu ihrer Entwicklung, und von allen Künsten die Musik die längste.

Wir können es uns heute schwer vorstellen, dass so feine, ästhetische Menschen wie die alten Hellenen an dem kahlen Zusammenklang der Octavenbegleitung ihre Freude gehabt haben sollen, und können kaum begreifen, dass sie nicht ohne Weiteres die Erfindung des eigentlichen zweistimmigen Gesanges daran anschlossen. Aber bis dahin war noch ein weiter Weg, und erst die ritterlichen Troubadours der Provence kamen auf den Einfall, die Melodie von einer zweiten tieferen Stimme begleiten zu lassen, zunächst noch in den für uns heute recht ungeniessbaren Quarten- und Quintenfolgen, wie man sie in der Bretagne noch jetzt zuweilen von Strassenmusikanten hört.

Es ist nicht meine Absicht, den ganzen langen Weg der Musikentwicklung hier durchzusprechen, wie er durch treffliche Forschungen längst klar gelegt worden ist; aber darauf möchte ich zum Schluss noch einmal zurückkommen, dass dieser Entwicklungsgang nach meiner Ueberzeugung nicht auf einer Steigerung unseres Musiksinnes, auf einer Veränderung der uns angeborenen physischen Natur beruht, sondern vielmehr allein auf der Fähigkeit der Ueberlieferung der Geistesproducte einer Generation auf die andere.

Und das ist es vor Allem, was die Ueberlegenheit des Menschen über das Thier bedingt, nicht blos die freilich auch viel höhere Anlage selbst. Auch wenn wir denken müssten, dass diese physische Anlage jetzt nicht mehr gesteigert werden könnte, dürften wir dennoch auf einen beinahe unbegrenzten Fortschritt der Menschheit hoffen; denn eine Generation baut immer wieder auf dem weiter, was die vorhergehende errungen hat, und das Kind der letzten Generation wird durch

Ueberlieferung von vornherein auf eine um etwas höhere Stufe der geistigen Errungenschaften gestellt, so dass es also mit der gleichen Kraft doch immer wieder etwas höher empor klimmen kann an dem steilen Aufstieg zur höchsten Menschenbildung. Sollten deshalb auch unsere Geistesvermögen selbst die höchste möglichste Stufe bereits erreicht haben, die Cultur des Menschengeschlechtes wird darum doch nicht stille stehen bleiben, die Aeusserungen des Menschengeistes werden sich trotzdem immer noch höher entwickeln können, so weit hinaus in die fernste Zukunft wir auch unsern Blick richten.

Möge man schliesslich dem Naturforscher verzeihen, wenn er sich mit diesem Aufsatz in ein Gebiet eingemischt hat, welches ihm scheinbar fern liegt. Was ihn dahin leitete, war eine rein naturwissenschaftliche Frage, die Frage nach der „Vererbung erworbener Eigenschaften“. Es kam ihm darauf an, zu versuchen, ob nicht auch diejenigen Vermögen des Menschen, welche nicht aus Selectionsprocessen abgeleitet werden können, in ihrem Vorhandensein erklärbar sind, ohne dass die Annahme einer Vererbung von Uebungsergebnissen gemacht wird. Dieser Versuch führte zu der hier dargelegten Erklärung vom Ursprunge des Musiksinnes. Vielleicht ist es aber auch für Philosophen und Musikästhetiker nicht ganz ohne Interesse, die Meinung eines Biologen darüber gehört zu haben. Diese Fragen liegen auf dem Grenzgebiet zwischen Philosophie und Naturforschung und können wohl kaum von einer Seite allein aus gelöst werden.



BEMERKUNGEN

ZU EINIGEN

TAGES-PROBLEMEN¹⁾.

ERLANGEN 1890.

¹⁾ Zuerst veröffentlicht im „Biologischen Centralblatt“ Bd. X.



Der vorliegende Aufsatz sollte ursprünglich nur eine Antwort auf die Einwürfe sein, welche der englische Botaniker Vines¹⁾ gegen manche meiner Ansichten kürzlich vorgebracht hat, nachdem meine in den Jahren 1881—89 in Deutschland erschienenen Abhandlungen zu einem Buche vereinigt in englischer Uebersetzung herausgegeben worden waren²⁾.

Da indess ähnliche Einwürfe auch von deutschen Schriftstellern geltend gemacht worden sind, und da meine Antwort vielleicht im Stande ist, Einiges zur Klärung der Probleme beizutragen, um die es sich hier handelt, so hielt ich es nicht für zwecklos, sie auch in einer deutschen Zeitschrift zu veröffentlichen. Natürlich wäre über die hier berührten Punkte noch sehr viel mehr zu sagen; die Veranlassung und der Charakter des Aufsatzes geboten eine gewisse Beschränkung und eine Concentrirung auf das Wesentliche.

Der gegen mich gerichtete Aufsatz von Vines beginnt mit einer Kritik der „Unsterblichkeit“, welche ich den Einzelligen sowie den Keimzellen der mehrzelligen Organismen zugesprochen habe. Wenn ich Vines richtig verstehe, so

¹⁾ Sidney H. Vines, „An examination of some points in Prof. Weismann's Theory of Heredity“. „Nature“ vom 24. Oktober 1889, p. 621—626.

²⁾ Weismann, „Essays upon Heredity and kindred biological Problems translated by Poulton, Schönland and Shipley. Oxford 1889.

bestreitet er zwar nicht die Berechtigung dieser Auffassung selbst, aber er vermisst in meinem Buch eine Erklärung, wieso es möglich sei, dass aus unsterblichen Organismen im Laufe der phyletischen Entwicklung sterbliche hervorgegangen sein könnten; und so muss es doch sein, wenn einzellige Organismen sich im Laufe der Erdgeschichte zu höheren, vielzelligen Organismen entwickelt haben. „Die erste Schwierigkeit ist die, zu verstehen, wieso die sterblichen Heteroplastiden sich aus den unsterblichen Monoplastiden entwickelt haben können.“ Die Erklärung dieses Vorgangs, wie sie in meinen Abhandlungen enthalten ist, war diejenige, welche überhaupt für die Entstehung jeder höheren Differenzierung der Organismen die einzige scheint, nämlich diese, dass nach dem Princip der Arbeitstheilung der Zellenleib der Einzelligen sich in zwei ungleiche Hälften gespalten habe, welche sich durch ihre Substanz und deshalb durch ihre Functionirung unterschieden. Aus der einen Zelle, welche sämtliche Functionen vollzog, wurde eine Gruppe von mehreren Zellen, welche sich in die Arbeit theilten. Meiner Auffassung nach hätte die erste solche Spaltung zwei Arten von Zellen hervorgebracht: die sterblichen Zellen des eigentlichen Körpers (Soma) und die unsterblichen Keimzellen. Vines glaubt sicherlich so gut wie ich an das Princip der Arbeitstheilung und die Rolle, die es in der Entwicklung der Organismenwelt gespielt hat, aber es erscheint ihm diese Theilung eines einzelligen Organismus in somatische und Keimzellen deshalb unmöglich und meine Erklärung des Vorgangs durch ungleiche Theilung deshalb ungenügend, weil es ihm „absurd“ vorkommt, „zu sagen, eine unsterbliche Substanz könne in eine sterbliche umgewandelt werden“.

Das scheint nun freilich eine grosse Schwierigkeit, in Wirklichkeit aber beruht dieselbe einfach nur auf der Verwechslung zweier Begriffe, nämlich desjenigen der Unsterblichkeit mit demjenigen der Ewigkeit. Dass die Einzelligen und die Keimzellen der Vielzelligen in gewissem Sinne unsterblich sind, scheint mir eine Thatsache, die sich

gar nicht bestreiten lässt. Sobald man sich einmal klar gemacht hat, dass mit der Zweitheilung eines Monoplastiden nicht etwa der Tod der einen Hälfte verbunden ist, kann es ja keinen Streit mehr darüber geben, dass hier eine unbegrenzte Dauer der Individuen vorliegt. Damit ist aber keineswegs gesagt, dass sie ewige Dauer besäßen; im Gegentheil nehmen wir ja an, dass die irdischen Lebensformen einen Anfang gehabt haben; der Begriff der Ewigkeit aber richtet sich in der Zeit ebenso gut nach rückwärts als nach vorwärts; Ewigkeit ist anfangs- und endlos; davon ist aber hier nicht die Rede. Ewigkeit ist überhaupt nur ein construirter Begriff, eigentlich überhaupt keiner, denn wir können ihn nicht begreifen; oder vielleicht besser: Ewigkeit ist nur die Negation eines Begriffes, nämlich desjenigen der Vergänglichkeit. Wenn wir aber einmal überhaupt von Ewigkeit reden wollen, so ist von den Objecten der Naturwissenschaft nichts ewig, als die kleinsten Theilchen der Materie und ihre Kräfte, nicht aber die tausenderlei Erscheinungen oder Combinationen, unter welchen uns die Materie sammt ihren Kräften entgegentritt. Wie ich vor Jahren schon sagte, ist die Unsterblichkeit der Einzelligen und der Keimzellen auch keine absolute, sondern nur eine potenzielle, sie müssen nicht ewig leben, wie etwa die Götter der alten Griechen, von denen Ares zwar eine für Menschen tödtliche Wunde erhalten konnte und dabei vor Schmerzen so laut brüllte, wie 10,000 Rinder, ohne deshalb aber dem Tod zu verfallen, sondern sie können sterben. Die meisten von ihnen sterben auch wirklich, aber ein Theil von ihnen lebt stets weiter. Ist es denn aber ein und dieselbe Substanz, welche hier weiter lebt, beruht nicht vielmehr das Leben hier wie überall auf dem Stoffwechsel, das heisst auf dem steten Wechsel der Materie? Was ist also hier unsterblich? Offenbar nicht eine Substanz, sondern nur eine gewisse Form der Bewegung. Das Protoplasma der Einzelligen ist so eingerichtet in seiner chemischen und molekularen Structur, dass der Kreislauf des Stoffes, der das Leben ausmacht, immer wieder in sich zurück-

läuft, somit immer wieder von neuem beginnen kann, so lange als die äussern Bedingungen dafür vorhanden sind. Es verhält sich ganz ähnlich, wie z. B. der Kreislauf des Wassers auf der Erde, welches verdunstet, sich zu Wolken sammelt, als Regen zur Erde fällt, um wieder von neuem zu verdunsten u. s. w. So wie im Wasser, das heisst in seinen physikalischen und chemischen Eigenschaften, kein Grund zum Aufhören dieses Kreislaufs gelegen ist, so liegt offenbar auch in der physischen Beschaffenheit der Körpersubstanz der Einzelligen kein Grund, weshalb der Kreislauf ihres Lebens, d. h. ihre Theilung, Wachsthum durch Assimilation und wiederum Theilung jemals enden solle, und diese Eigenthümlichkeit ist es, die ich die Unsterblichkeit genannt habe. Sie ist die einzige reale Unsterblichkeit, die in der Natur überhaupt zu finden ist, ein rein biologischer Begriff, und wohl zu trennen von dem der Ewigkeit der todten, d. h. der anorganischen Materie.

Wenn nun aber diese reale Unsterblichkeit nur eine in sich zurücklaufende Bewegung ist, welche von einer bestimmten physischen Beschaffenheit des Protoplasmas bedingt wird, weshalb sollte es undenkbar sein, dass diese Beschaffenheit unter Umständen und theilweise so abänderte, dass die Bewegung des Stoffwechsels nicht mehr genau in sich zurückläuft und deshalb nach mehr oder weniger zahlreichen Wiederholungen ins Stocken geräth und den Tod zur Folge hat? Alle lebendige Substanz ist variabel, weshalb sollten nicht auch Variationen des Protoplasmas aufgetreten sein, welche zwar gewisse Functionen der individuellen Erhaltung besser erfüllten, dagegen aber einen Stoffwechsel bedingten, der nicht mehr genau in sich zurücklief, d. h. also einem frühern oder spätern Stillstand entgegen ging? Ich gestehe, dass ich ein solches Herabsinken von der Unsterblichkeit zur Sterblichkeit weit weniger wunderbar finde, als die Thatsache, dass die Monoplastiden und Keimzellen fort und fort ihre Unsterblichkeit bewahren. Denn wie geringe Abweichungen in der Beschaffenheit der Lebenssubstanz mögen schon ein solches Herabsinken

mit sich bringen, und wie haarscharf müssen wohl gewisse wesentliche Eigenthümlichkeiten in der Zusammensetzung dieser Substanz beibehalten werden, damit der Stoffwechsel so glatt ablaufe und seiner Fortdauer nicht selbst ein Hinderniss bereite. Wenn wir auch nicht Näheres über diese Eigenthümlichkeiten wissen, soviel dürfen wir doch sagen, dass eine strenge Auswahl der nimmer rastenden Naturzüchtung unerlässlich ist, um sie zu erhalten. Jede Abweichung davon wird mit dem Tode bestraft. Nun glaube ich gezeigt zu haben, dass Organe, welche nicht mehr gebraucht werden, schon allein durch „Panmixie“ rudimentär werden und schliesslich ganz schwinden müssen, nicht durch die direkte Wirkung des Nichtgebrauchs, sondern dadurch, dass Naturzüchtung sie nicht mehr auf der Höhe ihrer Ausbildung erhält. Was für Organe gilt, gilt ebenso auch für Functionen, denn Functionen sind nur der Ausdruck einer bestimmten Beschaffenheit materieller Theile, mögen wir nun dieselben direkt wahrnehmen können oder nicht. Wenn nun also die Unsterblichkeit der Einzelligen darauf beruhen muss, dass ihre Substanz so zusammengesetzt ist, dass der Stoffwechsel genau wieder in sich zurückkehrt —, warum sollte und wie könnte diese die Unsterblichkeit bedingende Beschaffenheit der Lebenssubstanz auch dann noch beibehalten worden sein, als sie nicht mehr nöthig war? Und es liegt doch auf der Hand, dass sie nicht mehr nöthig war bei den somatischen Zellen der Vielzelligen. Von dem Augenblick an, als Naturzüchtung ihre Aufmerksamkeit nicht mehr auf diese Eigenschaft richtete, begann der Process der Panmixie, der zu ihrer Aufhebung führte. Vines wird vielleicht fragen, wie man sich diesen Process vorstellen soll. Ich glaube, ganz einfach. Wenn bei den Einzelligen jemals Individuen vorkamen, deren Körpersubstanz eine derartige Abweichung in chemischer oder molekularer Beschaffenheit besass, dass die Folge davon eine Hemmung des immer wieder sich wiederholenden Kreislaufs des Stoffwechsels mit sich brachte, so war die Folge, dass diese Individuen starben. Eine bleibende Varietät konnte sich also aus solchen

Variationen nicht bilden. Wenn aber bei den Heteroplastiden Individuen vorkamen mit einer solchen Abänderung der Somazellen, so hatte das keine schlimmen Folgen für die Art; diese Zellen starben auch, aber ihre unsterblichen Keimzellen sicherten die Fortdauer der Art. Bei der Scheidung der Zellen in Keim- und Somazellen richtete Naturzüchtung ihre Aufmerksamkeit — wenn ich bildlich so sagen darf — bei den Keimzellen unausgesetzt auf ihre Unsterblichkeit, bei den Somazellen aber auf ganz andere Eigenschaften, auf ihre Fähigkeit der Bewegung, Reizbarkeit, grösseres Assimilationsvermögen u. s. w. Ob mit der Steigerung dieser Eigenschaften nicht direkt eine solche stoffliche Veränderung verbunden war, welche den Verlust der Unsterblichkeit bedingte, wissen wir nicht, können es aber nicht für unmöglich erklären. Sollte es der Fall sein, so würde die Unsterblichkeit der Somazellen noch rascher verschwunden sein, als durch blosse Panmixie.

In Aufsatz IV habe ich die beiden Volvocineen-Gattungen *Pandorina* und *Volvox* als Beispiele für die Differenzirung der Homoplastiden in die niedersten Heteroplastiden angeführt. Bei *Pandorina* sind noch alle Zellen gleich, alle vollziehen sämtliche Functionen, bei *Volvox* finden wir somatische Zellen und Keimzellen. Hier müssen wir also erwarten, der Einführung des natürlichen Todes zu begegnen. Neue Untersuchungen von Dr. Klein¹⁾ haben nun ergeben, dass dies thatsächlich der Fall ist: sobald die Keimzellen reif und aus der Zellenkugel ausgetreten sind, fangen die geisseltragenden somatischen Zellen an zu schrumpfen, und nach ein bis zwei Tagen sind sie todt. Dies ist um so interessanter, als die somatischen Zellen die Ernährungszellen sind; sie assimiliren zwar nicht allein, da auch die Keimzellen Chlorophyll enthalten, aber das starke Wachsthum der Keimzellen, die ja

¹⁾ Ludwig Klein, „Morphologische und biologische Studien über die Gattung *Volvox*“. Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. XX, 1889.

bei Volvox eine enorme Grösse erreichen, wird doch nur dadurch möglich, dass ihnen Nahrung von Seiten der Somazellen zugeleitet wird. Diese letzteren sind also so eingerichtet, dass sie zwar assimiliren, aber nicht mehr selbst wachsen können, sobald einmal die Kugel zu ihrer definitiven Grösse herangewachsen ist. Jetzt leiten sie alle Nahrung, die sie durch Zersetzung von Kohlensäure und Wasser u. s. w. erzeugen, durch ihre feinen Ausläufer den Keimzellen zu, und wenn diese zur Reife gekommen sind, sterben sie selbst ab. In diesem Falle könnte recht wohl Anpassung an die Ernährung der Keimzellen die Einführung des natürlichen Todes der Somazellen beschleunigt haben, indem sie eine Structur dieser Zellen herbeiführte, die zwar eine starke Assimilation möglich machte, aber einen Abfluss der Nahrung bedingte, der nach gewisser Zeit zum Stillstand des Assimilations-Processes und damit des Lebens führte.

Mir scheint die Vorstellung, dass eine Veränderung der lebenden Substanz mit dem Verlust der Unsterblichkeit verbunden war, durchaus nicht unwahrscheinlicher oder schwieriger, als die allgemein angenommene Vorstellung von der allmäligen in der Phylogenese eintretenden Differenzirung der somatischen Zellen in ihre verschiedenen Arten, in Verdauungs-, Secretions-, Bewegungs-, Nervenzellen u. s. w. Eine unveränderliche, unsterbliche Lebenssubstanz gibt es eben nicht, es gibt nur unsterbliche Bewegungsformen organischer Materie.

So muss ich meine frühere Behauptung, dass die Einzelligen und die Keimzellen der höheren Lebensformen einen natürlichen Tod nicht besitzen, in ihrem ganzen Umfang aufrecht erhalten. Ich wüsste auch heute nicht, wie man dies besser ausdrücken wollte, als indem man sagte, diese Lebens-einheiten besässen Unsterblichkeit, d. h. reale, wirkliche Unsterblichkeit, nicht die geträumte, ideale der griechischen Göttergestalten. Wenn aber auch ein Tod aus innern Ursachen für die genannten Lebewesen nicht existirt, so wird man doch mit Sicherheit vorhersagen dürfen, dass für

sie alle einstens die Stunde des Untergangs schlagen wird, aber nicht aus innern Ursachen, sondern weil die äussern Bedingungen, die zur steten Erneuerung der Lebensbewegung gehören, in fernen Zeiten einmal aufhören werden. Die Physiker sehen ja auch voraus, dass der Kreislauf des Wassers auf unserer Erde dereinst sein Ende erreichen wird, auch nicht deshalb, weil die Beschaffenheit des Wassers sich dann geändert hätte, sondern weil die äussern Bedingungen diese Form der Bewegung der Wassertheilchen unmöglich machen werden.

Vines wendet sich dann gegen meine Auffassung der Embryogenie. Er findet es „nicht wenig bemerkenswerth, dass Professor Weismann keinerlei Andeutung darüber gemacht hat, wie er sich die Umwandlung von Keimplasma in ‚Somatoplasma‘ vorstellt, da ja doch darin der Schlüssel zu seiner ganzen Position liegt“. Er sieht hier dieselbe Schwierigkeit wie in der phyletischen Entwicklung der Vielzelligen aus den Einzelligen und sagt gradezu: „Man braucht wirklich keine andere Kritik anzuwenden einer so haltlosen Annahme (unsupported assumption) gegenüber, als zu sagen, dass sie einen begrifflichen Widerspruch (contradiction in terms) in sich enthält.“ Vines meint damit, dass das Ewige dem Begriff nach nicht in Endliches übergehen könne, wie es doch sein müsse, wenn aus der unsterblichen Keimzelle das sterbliche Soma hervorwachsen solle. Man sieht: dem Einwurf liegt dieselbe Verwechslung von Unsterblichkeit und Ewigkeit zu Grunde, die oben schon klar gestellt wurde. Ich will übrigens Vines keinen allzugrossen Vorwurf aus dieser Unklarheit machen, da ich selbst mir vor Jahren den gleichen Einwurf entgegengehalten, und auch die richtige Antwort darauf nicht sofort gefunden habe. Einen naturwissenschaftlichen Begriff der Unsterblichkeit kannte man bisher überhaupt nicht; nimmt man ihn an, so bedeutet Unsterblichkeit nicht ein Leben ohne Anfang und Ende, sondern ein Leben, das, wenn es einmal begonnen hat, unbegrenzt weiter gehen kann, sei es ohne, sei es mit Veränderungen (Art-

umwandlung des Keimplasmas oder der Einzelligen). Diese Unsterblichkeit ist eine Bewegung organischer Materie, die immer wieder in sich selbst zurückläuft, die kein Moment in sich trägt, welches zu ihrem Stillstand führen müsste, grade wie die Bewegung der Planeten in sich selbst kein Moment enthält, welches zu ihrem Aufhören führen müsste, obgleich auch sie einen Anfang gehabt hat und durch äussere Ursachen einst ihr Ende haben wird.

Vines sagt später: „Ich verstehe Professor Weismann dahin, dass seine Vererbungstheorie keine provisorische oder bloss formale Lösung der Frage ist — wie z. B. Darwin's Theorie der Pangenesis —, sondern eine, die sich auf jedes Detail der Embryogenie ebensogut, als auf die mehr allgemeinen Erscheinungen der Vererbung und Variation anwenden lässt.“ Ich habe nun allerdings gegenüber meinem Versuch, die Vererbung theoretisch zu begründen, die Darwin'sche Pangenesis als eine „rein formale“ Lösung der Frage bezeichnet, aber ich möchte doch diesem Ausspruch hier eine kleine Erläuterung begeben, weil ich fürchte, dass nicht nur Professor Vines, sondern auch manche andere Leser meiner Aufsätze mich missverstanden haben. Ich fürchte einerseits, dass sie in meinen Worten einen versteckten Vorwurf gegen Darwin's Pangenesis sehen, den ich nicht entfernt beabsichtigte, und andererseits, dass sie mir eine Ueberschätzung meiner eignen Theorie zur Last zu legen geneigt sind.

Ich glaube, es gibt zwei Arten von Theorien, man könnte sie ideale und reale Theorien nennen¹⁾. Sie sind praktisch selten ganz scharf auseinander zu halten, finden sich sogar häufig in ein- und derselben Theorie vermischt zusammen, sollten aber dennoch dem Begriff nach auseinander gehalten werden. Die idealen Theorien suchen die zu

¹⁾ Herbart und Lotze haben diese beiden Arten als „Fiction und Hypothese“ bezeichnet. Erstere enthält das Bewusstsein der Unrichtigkeit.

erklärenden Erscheinungen durch irgend ein willkürlich angenommenes Princip verständlich zu machen, ganz abgesehen davon, ob dieses Princip selbst irgend einen Grad von Realität hat. Die ideale Theorie will nur zeigen, dass es Voraussetzungen gibt, unter welchen die betreffenden Erscheinungen verständlich, d. h. begreiflich werden. Reale Theorien aber machen nicht beliebige Voraussetzungen, sondern sie bemühen sich nur, solche zu machen, welche einen gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit für sich haben; sie möchten nicht nur eine formale, sondern wenn möglich die richtige Erklärung geben. William Thomson suchte die Dispersion der Lichtstrahlen dadurch zu erklären, dass er sich ein Molekül ausdachte, welches aus lauter ineinander geschachtelten Kugelschalen besteht, die federnd miteinander verbunden sind. Dieser berühmte Physiker hat aber sicherlich nicht im entferntesten geglaubt, dass es wirklich Moleküle mit Federn gäbe, sondern er wollte nur zeigen, dass es Voraussetzungen gäbe, unter welchen die Erscheinung der Dispersion verständlich wird. Auch Darwin's Pangenesis war offenbar ursprünglich in diesem Sinne gemeint und wurde von ihm auch deshalb als „provisorische“ Hypothese bezeichnet, wenn er auch in seinem spätern Leben ihr wohl einen realen Werth beigelegt haben mag. Mir scheinen die „gemmules“ eine freie Erfindung zu sein, wie die mit Federn versehenen Moleküle von William Thomson, eine Erfindung, die zunächst keinen Anspruch auf Realität erheben wollte, sondern einfach zeigen sollte, welche Voraussetzungen man machen müsse, um die Erscheinungen der Vererbung zu erklären.

Sind aber solche ideale Theorien werthlos? Sicherlich nicht! Sie sind der erste und oft ganz unentbehrliche Schritt, den wir auf dem Wege zum Verständniss verwickelter Erscheinungen zu thun haben, und bilden die Grundlage, auf welche sich allmählig eine reale Theorie aufbauen kann. Sie geben vor Allem den Anstoss, die zu erklärenden Erscheinungen wieder und wieder auf ihre Realität zu prüfen. Vielleicht

wäre ich niemals darauf verfallen, die Vererbung erworbener Eigenschaften zu leugnen, wenn mir nicht Darwin's Pangenesis gezeigt hätte, dass dieselbe nur durch eine so schwierig denkbare Annahme erklärbar erscheinen könnte, wie die der Abgabe, Circulation und Wiederansammlung von *gemmules*!

Ich will auch heute nicht behaupten, dass nicht in Darwin's Pangenesis dennoch ein realer Kern enthalten sein könne. De Vries¹⁾ hat in einer kürzlich erschienenen, höchst interessanten Schrift gezeigt, dass man die ideale (unmögliche) Pangenesis Darwin's in eine reale (mögliche) umwandeln kann, wenn man gewisse, allerdings sehr tiefgreifende Veränderungen mit ihr vornimmt. Er acceptirt meine Ansicht, dass erworbene (somatogene) Veränderungen nicht vererbt werden können, und beseitigt damit grade denjenigen Theil der Pangenesis, welcher mir ausserhalb der Realität zu liegen scheint, nämlich das Abwerfen, Circuliren und Sammeln der „*gemmules*“. Ich denke selbst in Zukunft zeigen zu können, in welcher Weise man mit einer solchen Annahme modificirter „*gemmules*“ eine bessere Erklärung der Vererbungs-Thatsachen gewinnen kann²⁾.

In jedem Falle aber liegt mir die Anmassung fern, jetzt schon die Vererbungsfrage gelöst haben zu wollen. Ich habe Untersuchungen über einige der wichtigsten Punkte des Problems

¹⁾ Hugo de Vries, „Intrazelluläre Pangenesis“. Jena 1889.

²⁾ Wenn aber auch, wie ich heute überzeugt bin, Darwin's Grundannahme vorgebildeter, freilich nur im Keim enthaltener Zellenanlagen richtig ist, so hat doch er selbst diese Annahme nicht deshalb gemacht, weil er sie für richtig oder überhaupt für beweisbar hielt, sondern weil er mit ihrer Hülfe die Vererbungserscheinungen bis zu einem gewissen Grad erklären zu können glaubte. Er wollte nur eine formale Lösung geben und bemühte sich nicht, Beweise für die Realität seiner Annahmen beizubringen; seine Theorie war, wie sich Victor Hensen treffend ausdrückte, „eine grade durchschneidende Darstellung der Sachlage, eingekleidet in eine Molekularhypothese so rein erdachter Gestalt und so einfacher Form, als es die Verhältnisse irgend zuzulassen schienen, so dass es klar ist, letztere sei nur ein Nothbehelf.“ (V. Hensen, „Physiologie der Zeugung“. Leipzig 1881, p. 216.) W. 1892.

unternommen, und bin dadurch dazu geführt worden, einige fundamentale Principien zur Erklärung der Vererbungs-Erscheinungen aufzustellen. Niemand aber kann mehr als ich davon überzeugt sein, wie weit wir noch immer davon entfernt sind, „jedes Detail der Embryogenie“ oder die mehr „allgemeinen Erscheinungen“ u. s. w. definitiv und vollständig erklärt zu haben. Allerdings aber war mein Bestreben darauf gerichtet, eine reale Theorie an Stelle der bisherigen idealen zu setzen. Aus diesem Grunde bemühte ich mich, nur solche Annahmen zu machen, welche möglicherweise den wirklichen Verhältnissen entsprechen können. Eine Vererbungs-Substanz gibt es im Ei wirklich, sie kann wirklich von Kern zu Kern transportirt werden, sie kann sich auch wirklich dabei verändern oder gleich bleiben, und auch die Annahme, dass sie im Stande ist, der ganzen Zelle ihren Charakter aufzuprägen, enthält nichts, was uns als unmöglich, in Wirklichkeit nicht existirend erscheinen müsste. Im Gegentheil, wir können heute nachweisen, dass es so ist, wenn wir auch noch nicht verstehen, auf welche Weise es geschieht. Schliesslich beruht auch meine Annahme, dass Keimplasma in inactivem Zustand gewissen somatischen Zellenbahnen beigemischt sei, auf realer Basis. Denn wir wissen, dass Charaktere der Vorfahren latent vererbt werden können, und da wir ferner wissen, dass der Vorgang der Vererbung an eine Substanz, das Idioplasma, gebunden ist, so gibt es also wirklich einen inactiven Zustand des Idioplasmas.

Wenn nun gezeigt werden könnte, dass wir mit solchen Principien ausreichen, um die Erscheinungen der Vererbung zu erklären, so hätten wir damit einen wesentlichen Fortschritt gemacht gegenüber der idealen Theorie der Pangenesis, welche auf Voraussetzungen fusst, die keine Realität besitzen. Vielleicht gelingt es, auf dem Wege, den ich eingeschlagen habe, nach und nach zu einer befriedigenden Lösung der zahlreichen Fragen zu gelangen, welche mit der Vererbung zusammengehören. Vielleicht zeigen weitere Forschungen, dass er nicht der richtige Weg ist und verlassen werden muss. Niemand,

so scheint mir, kann dies im Voraus wissen. Meine Gedanken über Vererbung sollten kein Abschluss, sondern ein Anfang sein; keine fertige Theorie der Vererbung, welche die volle Lösung sämtlicher dahinschlagender Fragen gegeben zu haben beansprucht, sondern „Untersuchungen“, welche — wenn das Glück gut ist — früher oder später, auf gradem Weg oder auf Umwegen einmal zu richtigerer Erkenntnis, zu einer „realen“ Theorie führen. In der Vorrede zu der englischen Ausgabe habe ich dies auch ausdrücklich gesagt.

Dort habe ich auch besonders betont, dass mein Buch nicht als ein Ganzes entstanden ist; dasselbe besteht vielmehr aus einer Reihe von Untersuchungen, die einen Fortschritt enthalten, wie ich hoffe; von denen eine sich auf die andere aufbaut, die also gewissermassen die Entwicklungsgeschichte meiner Ansichten enthalten, wie sie sich im Laufe der Arbeit fast eines Jahrzehntes allmählig gestaltet haben. Es ist deshalb auch nicht billig, wenn man Begriffe aus einem frühern Aufsatz herausnimmt und auf die spätern anwendet. Ich habe die „Aufsätze“ unverändert gelassen und selbst „certain errors of interpretation left uncorrected“, weil, wenn ich sie geändert hätte, der innere Zusammenhang der Aufsätze unverständlich geworden wäre.

Ich glaube, dass die Einwürfe, welche Vines meiner Theorie von der Continuität des Keimplasmas macht, lediglich auf einer — natürlich nicht beabsichtigten — Verwechslung meiner Begriffe beruhen, indem er Begriffe aus dem Aufsatz II auf spätere Ansichten überträgt, zu denen sie nicht mehr passen. Ich will versuchen, dies in Kürze klar zu legen. In II (1883) stellte ich den Körper (Soma) den Keimzellen gegenüber und erklärte die Vererbung durch die Annahme einer Vererbungssubstanz in den Keimzellen, dem Keimplasma, welches kontinuierlich von einer Generation auf die andere überginge. Damals wusste ich noch nicht, dass dieses Keimplasma nur im Kern der Eizelle liegt und konnte deshalb die ganze Substanz der Eizelle als Keimplasma (germ-plasm) der Substanz, aus welcher die Körperzellen

bestehen, gegenüberstellen und diese „Körper-Protoplasma“ (somatoplasma) nennen. In Aufsatz IV (1885) war ich sodann, wie kurz vorher Strasburger und O. Hertwig, zu der Ueberzeugung gekommen, dass allein die Substanz des Eikerns, das Chromatin der Kernschleifen, die Vererbungssubstanz sei, der Zellkörper aber nur eine nutritive und gestaltungsfähige, aber keine formbestimmende Substanz sei. Ich übertrug mit den beiden genannten Forschern den Begriff des Idioplasmas, den Nägeli damals, wenn auch in wesentlich anderer Definirung, aufgestellt hatte, auf die Vererbungssubstanz des Eikerns und legte dar, dass nicht etwa nur in der Eizelle, sondern in jeder Zelle das Chromatin der Kernschleifen das „Idioplasma“ sei, das die ganze Zelle beherrschende Element, welches dem ursprünglich indifferenten Zellkörper seinen specifischen Charakter aufdrücke. Ich habe deshalb von nun an nie mehr die Zellen des Soma einfach als „somatisches Protoplasma“ bezeichnet, sondern ich unterschied einerseits bei jeder Zelle das „Idioplasma“ oder „Anlagenplasma“ des Kerns von dem Zellkörper, dem Cytoplasma, und andererseits das Idioplasma des Eikerns von den Idioplasmen der somatischen Zellenkerne. Nur das Idioplasma des Ei- und Spermakerns nannte ich von da an „Keimplasma“ (Idioplasma der Keimzelle), das Idioplasma der Somazellen aber „somatisches Idioplasma“. Die Embryogenese beruht nach meiner Auffassung auf Veränderungen des Idioplasmas des Eikerns, oder des „Keimplasma“. In Aufsatz IV ist es geschildert, wie das Idioplasma des Eikerns sich bei der ersten Theilung des Eies mancher Arten in zwei Hälften teilt, von welchen jede eine derartige gesetzmässige Veränderung ihrer Substanz erleidet, dass keine mehr die sämtlichen Vererbungstendenzen der Art enthält, sondern der eine Tochterkern nur noch diejenigen des Ektoblasts, der andere diejenigen des Entoblasts. Die ganze weitere Embryogenese beruht nun auf einer Fortsetzung dieses Vorgangs der gesetzmässigen Veränderungen des Idioplasmas. Jede neue Theilung der Embryonalzellen trennt Anlagen, welche vorher noch gemischt

im Kern der Mutterzelle enthalten waren, bis zuletzt die ganze Masse der Zellen des Embryo vorhanden ist, jede mit einem Idioplasma des Kerns, welches ihr ihren specifischen histologischen Charakter aufprägt.

Ich verstehe es wirklich nicht, wie Vines hierin so merkwürdige Schwierigkeiten finden kann. — Die Entstehung der Sexualzellen geschieht meist erst spät in der Embryogenese. Um nun die Continuität des Keimplasmas von einer zur andern Generation herzustellen, mache ich die Annahme, dass bei der Theilung der Eizelle nicht alles Keimplasma (d. h. Idioplasma der ersten ontogenetischen Stufe) in die zweite Stufe umgewandelt wird, sondern dass ein sehr kleiner Theil davon unverändert bleibt und entweder der einen oder der andern Tochterzelle beigegeben wird, beigemischt dem Idioplasma ihres Kerns, aber inactiv, um nun in derselben Weise durch eine kürzere oder längere Reihe von Zellen hindurch zu gehen, bis es zuletzt in denjenigen Zellen angelangt ist, denen es den Charakter von Keimzellen aufprägt, in denen es also activ wird. Die Annahme schwebt auch nicht etwa rein in der Luft, sondern wird durch Beobachtungen gestützt, hauptsächlich durch die merkwürdigen Wanderungen, welche die Keimzellen der Hydroiden nach ihren ursprünglichen Bildungsstätten heute noch ausführen¹⁾.

Aber sehen wir ganz davon ab, wie viel Wahrscheinlichkeit meine Annahme hat und betrachten bloß ihre logische Richtigkeit. Professor Vines sagt: „The fate of the germ-plasm of the fertilised ovum is, according to Prof. Weismann, to be converted in part into the somatoplasm (!) of the embryo, and in part to be stored up in the germcells of the embryo. This being so, how are we to conceive that the germ-plasm of the ovum can impress upon the somatoplasm (!) of the developing embryo, the hereditary character of which it (the germ-plasm) is the bearer? This function cannot be

¹⁾ Weismann, „Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydro-medusen“. Jena 1883.

discharged by that portion of the germ-plasm of the ovum which has become converted into the somato-plasm (!) of the embryo, for the simple reason, that it has ceased to be germ-plasm and must therefore have lost the properties characteristic of that substance. Neither can it be discharged by that portion of the germ-plasm of the ovum which is aggregated in the germ-cells of the embryo, for under these circumstances it is withdrawn from all direct relation with the developing somatic cells. The question remains without an answer.“

Ich glaube, die Antwort darauf bereits gegeben zu haben. Das „somatoplasm“ von Vines kenne ich nicht. Mein Keim-plasma oder Idioplasma der ersten ontogenetischen Stufe verwandelt sich nicht in das „somatoplasma“ von Vines, sondern in das Idioplasma der zweiten ontogenetischen Stufe, dann dieses in das der dritten, vierten, fünften — 100sten, 1000sten Stufe, und jede Idioplasma-Stufe prägt der Zelle, in deren Kern dasselbe enthalten ist, ihren Charakter auf.

Aber freilich bestreitet Vines auch diese meine Ansicht von der idioplasmatischen Natur der Kernsubstanz (der Chromatinkörner der Kernschleifen). Er meint, man könne ebensogut von einer Continuität der Zellkörper reden, als von einer Continuität der Kernsubstanz, und durch die erstere könnten ebensogut vererbhbare Eigenschaften auf die Nachkommen übertragen werden, als durch die letzteren.

Ich begreife sehr gut, wie grade ein Botaniker zu dieser Ansicht leicht geführt werden kann. Professor Vines steht auch nicht allein mit ihr. Waldeyer hielt noch 1888 die bekannten Thatsachen nicht für genügend¹⁾, um die Schleifensubstanz der Kerne als Idioplasma auffassen zu dürfen. Unter den Zoologen hat sich unter andern Whitman²⁾ gegen die

¹⁾ Waldeyer, „Ueber Karyokinese und ihre Beziehung zu den Befruchtungsorganen“. Archiv für mikr. Anatomie, Bd. XXXII, 1888.

²⁾ Whitman, „The seat of formative and regenerative energy“. Boston 1888.

idioplasmatische Natur des Kerns sehr entschieden ausgesprochen, und noch in dem kürzlich erschienenen Buch von Geddes und Thomson¹⁾ geschieht dasselbe. Die That-
sachen, welche mich zu der Ansicht führten, dass die Kern-
fäden die Vererbungssubstanz, das Idioplasma seien, sind in
Aufsatz IV aufgezählt. Es waren in erster Linie die Beob-
achtungen E. van Beneden's über die Befruchtungs-
erscheinungen am Ei von *Ascaris megalocephala*, die
Beobachtung Strasburger's über die Befruchtung des
Phanerogamen-Eies durch einen blossen Kern und die künst-
lichen Theilungsversuche von Nussbaum und Gruber an
Infusorien. Dazu kamen dann noch weiter als sehr wesent-
liche Momente: die Thatsache der Karyokinese an und für
sich, und der Umstand, dass allein unter der Voraussetzung,
dass der Kern das Idioplasma enthalte, die Bildung der Rich-
tungskörper bei den thierischen Eiern verständlich wurde.
Dieser letztere Vorgang theilt die Kernsubstanz des Eies in
quantitativ gleiche Hälften, den Zellkörper des Eies aber
in ganz ungleiche und noch dazu bei jeder Species wieder
verschieden grosse Theile. Das Wesentliche bei dieser
Abschnürung der Richtungszellen vom Ei musste also die
Theilung der Kernsubstanz, nicht die des Zellkörpers sein.
Diese Thatsachen in Verbindung mit weitem Ueberlegungen
überzeugten mich so vollständig, dass allein die Kernsubstanz
Träger der Vererbungstendenzen ist, dass mir die zehn Jahre
früher schon (1873) ausgesprochene Ansicht von der physio-
logischen Gleichwerthigkeit (Homodynamie) der beiden Ge-
schlechtskerne nun zur Gewissheit wurde und ich die Be-
fruchtungstheorie aufstellte, welche in Aufsatz IV enthalten
ist. Ausser mir hat, soviel ich weiss, nur noch Strasburger
ähnliche Ansichten über das Wesen der Befruchtung aus-
gesprochen, wenigstens soweit es die Homodynamie der
Geschlechtskerne betrifft. E. van Beneden, dieser aus-
gezeichnete Beobachter, der sich so grosse Verdienste um die

¹⁾ Geddes et Thomson, „The evolution of sex“. London 1889.
Weismann, Ges. Schriften.

Erforschung des Befruchtungsvorgangs erworben hat, blieb doch in Bezug auf die theoretische Deutung dieses Vorgangs noch vollständig auf dem Boden der älteren Anschauung stehen, nach welcher derselbe als die Vereinigung zweier, ihrem innersten Wesen nach entgegengesetzten Elemente aufgefasst wurde. Er konnte sich noch nicht von der herrschenden und seit Menschengedenken tief eingewurzelten Vorstellung losmachen, dass die sexuelle Differenz etwas Fundamentales, eine wesentliche Grundlage des Lebens selbst sei. Die befruchtete Eizelle war ihm ein „hermaphroditisches“ Wesen, das männliche und weibliche Wesenheit in sich vereinigt, eine Auffassung, in der ihm manche andere Forscher gefolgt sind ¹⁾ und deren Consequenz dahin führte, sämtliche Zellen des Körpers als Hermaphroditen anzusehen. Van Beneden war zugleich beherrscht von der Vorstellung, welche von so vielen Forschern aller Länder getheilt wurde, dass nämlich die Befruchtung ein Verjüngungsprocess sei, ohne den das Leben auf der Erde nicht fort dauern könne. Es ist bekannt, dass auch heute noch zahlreiche Forscher an dieser Vorstellung festhalten; hat doch noch kürzlich Maupas geglaubt, einen Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung beizubringen, als er zeigte, dass die Infusorien von Zeit zu Zeit eine Copulation (geschlechtliche Fortpflanzung) eingehen müssen.

Es ist mir dies ein merkwürdiger Beweis, wie schwer es selbst für wissenschaftlich geschulte Geister hält, tiefeingewurzelte Vorstellungen loszuwerden. Obgleich es klar vor Aller Augen liegt, dass die Einzelligen unsterblich sind, obgleich Maupas selbst zum Ueberfluss noch gezeigt hat, dass die Infusorien sich ins Unendliche durch Theilung fortpflanzen, und selbst gradezu sagt (a. a. O. p. 437): „les cycles évolutifs des Ciliés peuvent se succéder à l'infini . . .“, so ist doch die Macht der altererbten Vorstellungen von der Nothwendigkeit des Todes über ihn so gross, dass er unfähig ist, diese Thatsache

¹⁾ E. Maupas, „Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés“ Arch. Zool. expér. et générale, 2 sér., Tom. VII, Nr. 1, 2 u. 3. 1889.

einfach anzuerkennen. Er zieht es vor, die von andern überkommene Hypothese festzuhalten, die Einzelligen seien eigentlich doch sterblich und hätten einen natürlichen Tod, dieser würde aber durch den Einfluss der Conjugation aufgehoben und beseitigt.

Fragen wir doch, woher wir die Vorstellung von der Nothwendigkeit des Todes haben, so lautet die Antwort: von der Erfahrung an uns selbst und an den höheren Thieren und Pflanzen, und fragen wir weiter, warum wir bei diesen bisher es gänzlich übersehen haben, dass auch bei ihnen immer gewisse Theile ihres Gesamtkörpers (nämlich die Keimzellen) Unsterblichkeit besitzen, so lautet die Antwort: weil wir die heute bekannten Thatsachen über die Fortpflanzung erst seit Kurzem besitzen und vollständig übersehen, und deshalb erst jetzt zu einer richtigen allgemeinen Würdigung derselben gelangen und die Keimzellen als den unsterblichen Theil unsrer Individualität erkennen können.

Wie lange ist es denn her, dass die Befruchtung noch als ein dynamischer Vorgang aufgefasst wurde, als das Einschlagen „des Funkens in das Pulverfass oder, ins Biologische übersetzt: als die „Belebung“ des Eies? Diese Vorstellung aber leitet sich direkt von der alten Lebenskraft früherer Zeiten her, und diese letztere ist es, deren unbewusstes Nachbild auch heute noch Viele beeinflusst und die proteusartig stets wieder in neuer Gestalt auftretende Vorstellung von der Nothwendigkeit einer Wiederaufmachung des Lebens hervorruft.

Wenn wir ohne vorgefasste Meinung einfach die Thatsachen ins Auge fassen, so haben wir einerseits einzellige Arten, welche sich durch Theilung fort und fort vermehren, anderseits vielzellige Arten, bei welchen Differenzirung in Soma und Keimzellen eingetreten ist, bei welchen der Körper stirbt, die Keimzellen aber dieselbe Fähigkeit der unbegrenzten Vermehrung durch Zweitheilung besitzen, wie sie die Einzelligen aufweisen. Was in der Welt berechtigt uns zu der Deutung, dass diese Fähigkeit fortgesetzter Vermehrung von der Ver-

mischung der Vererbungssubstanzen zweier Wesen bedingt sei, wie wir sie bei der Conjugation und sexuellen Fortpflanzung eintreten sehen? Nichts als die unbewusste traditionelle Vorstellung von der Unvermeidlichkeit des Todes. Maupas freilich meint, einen natürlichen Tod bei den Infusorien nachgewiesen zu haben, indem er durch seine, soweit es sich um bloße Beobachtung handelt, vortrefflichen Untersuchungen zeigte, dass Conjugation von Zeit zu Zeit eintreten muss, wenn die Colonien nicht aussterben sollen; er vergisst dabei ganz, dass in Wirklichkeit, d. h. unter natürlichen Lebensbedingungen, die Möglichkeit zur Conjugation meistens gegeben sein wird, dass somit der sogenannte natürliche Tod nicht häufiger in der Natur eintreten wird, als der einer Metazoen-Eizelle, welche von der Samenzelle nicht erreicht wird. Das uncopulirt bleibende Infusorium geht allmählig zu Grunde, ganz ebenso, wie ein thierisches Ei, wenn es unbefruchtet bleibt, und die sog. „senile Degeneration“ (Maupas) des ersteren entspricht genau der allmählichen Zersetzung und Auflösung eines unbefruchtet gebliebenen Eies, wie ich sie vor langer Zeit schon in einer meiner Daphniden-Arbeiten für eine Moina-Art beschrieben habe. Conjugation ist unzweifelhaft ein Vorgang von ungemeiner Wichtigkeit, grade wie der der Befruchtung, mag nun ihre Bedeutung in der Erhaltung und steten Neumischung der individuellen Variationen liegen, wie ich es glaube, oder in irgend einem andern Vortheil, den sie den Arten gewährt. In jedem Falle legt „Natur“ einen grossen Werth auf sie und sucht sie den Arten in möglichst umfassendem Grade zu sichern. Sie hat deshalb alle Vorkehrungen getroffen, um die periodische Wiederkehr dieses Vorgangs für so viele Individuen, als nur immer möglich, herbeizuführen. Wenn nun aber trotzdem ungünstige Verhältnisse es mit sich bringen, dass nicht immer alle Individuen zu der beabsichtigten Conjugation gelangen, kann es dann in Erstaunen setzen, wenn sie auf solche Individuen ferner keinen Werth mehr legt? Oder, um aus dem Bilde zu treten, kann es uns überraschen, zu sehen, dass Vorkehrungen getroffen

sind, um solche für die Fortführung der Art minder günstige Individuen an der unbegrenzten Vermehrung zu hindern? Und wie hätte dies anders geschehen können, als indem für die Infusorien die unbegrenzte Fortdauer des Lebens an die Conjugation geknüpft wurde, grade wie die der Eizelle oder der Samenzelle höherer Organismen an die Befruchtung? Man könnte etwa einwerfen wollen, dass diese Keimzellen im Falle ihrer Nichtvereinigung durch Nahrungsmangel zu Grunde gingen, die nichtcopulirten Infusorien aber vermöchten sehr wohl sich zu ernähren und gingen im Laufe der Generationen dennoch zu Grunde. Allein bei der oben angeführten Daphnide, der *Moina rectirostris* wird das befruchtungsbedürftige Ei überhaupt nicht abgelegt, falls keine Begattung eintritt. Es bleibt an derselben Stelle im Eierstock liegen, an welcher es zur Reife gelangt ist, befindet sich also unter den günstigsten Ernährungsbedingungen. Es bleibt auch wirklich einige Zeit noch am Leben, wenn aber dann immer noch keine Copula eintritt, stirbt es ab und löst sich auf, um vollständig von den umgebenden Epithelzellen des Eierstocks resorbirt zu werden. Das Ei ist also so eingerichtet, dass es eine Zeit lang noch auf die Befruchtung wartet, dann aber trotz der besten Ernährungs-Verhältnisse abstirbt. Bei der naheverwandten *Moina paradoxa* werden die befruchtungsbedürftigen Eier bei ausbleibender Begattung dennoch abgelegt und sterben dann sofort ab, so dass ihr Material für das Thier verloren geht. Es liegt auf der Hand, dass die Einrichtung bei *Moina rectirostris* eine specielle Anpassung ist, darauf berechnet, das Material des ohne Befruchtung doch entwicklungsunfähigen grossen Eies dem Organismus noch dienstbar zu machen. Was es nun für eine Einrichtung ist, welche es mit sich bringt, dass das Ei in den günstigsten Ernährungsbedingungen dennoch sterben muss, wissen wir hier ebensowenig zu sagen, als bei den Nachkommen nichtcopulirter Infusorien, dass aber irgend eine diesen Erfolg bedingende Einrichtung vorhanden sein muss, zeigen die Thatsachen. Das Weiterleben des be-

fruchtungsbedürftigen Eies ist an die Befruchtung geknüpft, das unbegrenzte Weiterleben des Conjugation-bedürftigen Infusoriums an die Conjugation.

Die Versuche von Maupas scheinen in der That zu beweisen, dass die Infusorien auf Conjugation eingerichtet sind, d. h. dass periodische Conjugationen zu ihren Lebensbedingungen gehört, wie Nahrung und Sauerstoff. Daraus aber abzuleiten, dass sie eigentlich sterblich wären und dass ihre ja thatsächlich vorhandene Unsterblichkeit auf der Zauberkraft der Conjugation beruhe, ist ein Trugschluss, der sich nur aus jenen tiefeingewurzelten Vorurtheilen verstehen lässt. Grade so gut könnte man sagen, die Nahrungsaufnahme sei die Ursache der Unsterblichkeit der Infusorien, da sie ja sterben, wenn ihnen die Nahrung entzogen wird. Ich denke, die unentbehrliche Grundeigenschaft der lebenden Materie war von Anfang an die Fähigkeit zu assimiliren und ins Unbegrenzte weiter zu wachsen. Darauf beruht das Vorhandensein der gesamten Welt des Lebendigen, und diese Fähigkeit kann nicht erst nachträglich durch irgend einen feinen Kunstgriff der Natur — heisse er nun Conjugation, Befruchtung, oder wie sonst immer — in die Organismen hineingezaubert worden sein. Wie hätte sonst das Leben andauern können bis zu dem Punkt, wo Conjugation oder Befruchtung zum ersten Mal eintraten? Wenn wir also irgendwo diese Grundeigenschaft unbegrenzten Wachstums vermissen, so muss dies eine secundäre Einrichtung sein, hervorgegangen aus bestimmten speciellen Verhältnissen, wie sie sich ja für das Soma der höheren Organismen und auch für die von der Conjugation ausgeschlossenen Infusorien ganz wohl erkennen lassen. Ich kann deshalb die Auffassung irgend eines Vorgangs als eine „Verjüngung“ im Sinne einer Erneuerung der „Lebenskraft“ nur als ein Festhalten an einem im übrigen längst überwundenen mystischen Princip ansehen. Ganz etwas Anderes ist es, wenn man bei der Conjugation von Infusorien von einer Verjüngung spricht im Sinne einer Einschmelzung und Wieder-Neubildung vieler Theile; dies ist

ein Vorgang, der durchaus auf den bekannten natürlichen Kräften beruhen kann, der sich auch nicht bloß bei der Conjugation, sondern auch bei der Theilung einstellt; gegen diese Art der Verjüngung habe ich nichts einzuwenden, sie läßt sich sogar als eine regelmässig eintretende Regeneration bei diesen ewig lebenden und der Abnutzung stark ausgesetzten Organismen recht gut als nothwendig begreifen.

In meinem Aufsatz IV (1885) nun ist die Auffassung der Befruchtung als eines Verjüngungs-Vorgangs im Sinne einer Erneuerung der Lebenskraft bekämpft und die entgegengesetzte Ansicht bestimmt ausgesprochen worden. Sie concentrirt sich in dem Satz: man darf die beiden copulirenden Geschlechtskerne nicht wie bisher den männlichen und weiblichen Kern nennen, sondern den väterlichen und mütterlichen; sie enthalten keinen Gegensatz, sondern sie sind ihrem Wesen nach einander völlig gleich und unterscheiden sich von einander nur so weit, als sich das eine Individuum von einem andern Individuum derselben Art unterscheidet. Die Befruchtung ist also kein Verjüngungsprocess, sondern nichts weiter als eine Vermischung der Vererbungstendenzen zweier Individuen.

Diese Tendenzen sind allein an die Schleifensubstanz des Kerns gebunden, der Zellkörper der Samen- und Eizelle ist in dieser Beziehung indifferent und spielt nur die Rolle einer Nährsubstanz, welche zugleich von dem beherrschenden Idioplasma des Kerns in bestimmter Weise umgewandelt und geformt wird, wie der Thon von der Hand des Bildhauers. Dass Ei- und Samenzelle so verschieden aussehen und functioniren, dass sie sich gegenseitig anziehen, beruht auf Anpassungen secundärer Art, darauf, dass beide sich finden und dass ihre Idioplasma oder Kernsubstanzen in Contact kommen müssen, während doch zugleich auch eine gewisse Menge von Nährsubstanz zur Embryogenese nothwendig ist u. s. w. Ebenso secundärer Natur wie die Differenzirung der Zellen zu

männlichen und weiblichen Fortpflanzungszellen ist die der Personen zu weiblichen und männlichen, und alle die zahlreichen Unterschiede der Form und Function, welche das Geschlecht bei den höheren Thieren charakterisiren, die sogenannten „secundären Geschlechtscharaktere“, die ja selbst bis in die höchsten geistigen Regionen des Menschen hineinragen, sind nichts als Anpassungen, um die Vermischung der Vererbungstendenzen zweier Individuen herbeizuführen.

Dieses sind in Kürze die Ideen über Befruchtung, welche ich schon 1873 angedeutet, 1885 aber nach den Entdeckungen van Beneden's über die morphologischen Vorgänge bei der Befruchtung des Ascaris-Eies in ausgeführter und bestimmter Form aufgestellt habe (Aufsatz IV). Ich schloss damals mit den Worten: „Wenn es ausführbar wäre, in das Ei irgend einer Art unmittelbar nach Umwandlung des Keimbläschens zum Eikern, den Eikern eines andern Eies künstlich hineinzubringen, so würden die beiden Kerne wahrscheinlich sich ebenso copuliren, wie wenn der befruchtende Spermakern ins Ei eingedrungen wäre, und es würde damit der direkte Beweis geliefert sein, dass Ei- und Spermakern in der That gleich sind. Leider wird sich der Versuch wegen technischer Hindernisse schwerlich ausführen lassen; einen theilweisen Ersatz dafür aber leistet die von Berthold festgestellte Thatsache, dass bei gewissen Algen (*Ectocarpus* und *Scytosiphon*) nicht nur eine weibliche, sondern auch eine männliche Parthenogenese vorkommt, indem zuweilen auch die männlichen Keimzellen allein sich zu „allerdings sehr schwächlichen Pflänzchen entwickeln können.“

Ich habe später den Versuch gemacht, ein Froschei mit dem Eikern eines andern Froscheies zu befruchten; er gelang aber nicht, wie auch kaum zu erwarten war bei der bedeutenden Zerstörung, welche mit dem Ueberführen des Kerns in das Ei verbunden ist.

Boveri¹⁾ war glücklicher als ich. Ihm gelang es, ein

¹⁾ Boveri, „Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütter-

Object zu finden, an dem der von mir angedeutete Versuch, wenn auch in umgekehrter Weise sich ausführen liess. Nach dem Vorgang von R. Hertwig entfernte er durch Schütteln den Kern von Seeigel-Eiern, und nun gelang es, solche kernlose Eier durch Zusatz von Sperma zur Entwicklung zu bringen. Aus den ins Ei eindringenden Spermatozoen bildete sich ein regulärer Furchungskern, die Embryogenese nahm ihren regelmässigen Verlauf, und es entstand aus dem Ei eine vollständig ausgebildete, nur etwas kleine Larve, die frei im Wasser umherschwamm und bis zu sieben Tagen am Leben blieb.

Aus diesem Versuch allein geht schon hervor, dass meine und Strasburger's Auffassung der Befruchtung die richtige ist, dass der Spermakern die Rolle des Eikerns und umgekehrt spielen kann, und dass die ältere Ansicht, welcher auch Vines¹⁾ huldigt, aufgegeben werden muss.

Eine interessante und wichtige Modification des Boveri'schen Versuchs bestätigte noch weiter dieses Resultat und befestigte zugleich — wenn es nöthig war — die Auffassung der Kernsubstanz als „Idioplasma“, wie sie von O. Hertwig, Strasburger und mir zuerst geltend gemacht wurde²⁾.

Wurden nämlich die künstlich ihres Kerns beraubten Eier von *Echinus microtuberculatus* nicht mit dem eignen Sperma befruchtet, sondern mit dem einer andern Art, *Sphaerechinus granularis*, so entwickelten sich Larven daraus, welche lediglich die Charaktere der letztgenannten Art trugen, welche demnach Nichts von der Mutter, sondern Alles vom Vater geerbt hatten. Die Substanz des Kerns allein ist

liche Eigenschaften“. Gesellschaft für Morph. und Physiol. München, 16. Juli 1883.

¹⁾ S. H. Vines, „Lectures on the Physiology of Plants“. Cambridge 1886. p. 638—681.

²⁾ Vergleiche z. B.: Kölliker, „Die Bedeutung der Zellenkerne für die Vorgänge der Vererbung“. Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 42. 1885.

also die Vererbungssubstanz, der Zellkörper wird von dem Kern beherrscht.

Ich habe das erste Richtungskörperchen des Metazoen-Eies als Träger des „ovogenen“ Idioplasmas gedeutet, welches aus dem Ei entfernt werden müsse, damit das Keimplasma zur Herrschaft gelange. Es ist möglich, dass diese Deutung nicht die richtige ist; die neuesten Beobachtungen über die Copulation der Infusorien, wie sie uns Maupas und R. Hertwig in ausgezeichneten Arbeiten gebracht haben, sprechen gegen meine Deutung¹⁾. Der Gedanke aber, welcher dieser Deutung zu Grunde lag, wird heute gerechtfertigt erscheinen. Da die Kernsubstanz dem Zellkörper erst sein spezifisches Gepräge verleiht, so muss die Eizelle vor der Befruchtung von einem andern Idioplasma beherrscht werden, als die Spermazelle — denn beide sind zu dieser Zeit nach Gestalt und Function total verschieden. Dennoch enthalten sie beide, sobald sie sich vereinigt haben, dasselbe Idioplasma, nämlich Keimplasma. Folglich muss das sie beherrschende Idioplasma zuerst ein anderes sein, als später. Dies ist die Grundidee meiner Erklärung des ersten Richtungskörpers des Eies und diese Grundidee ist richtig. Allerdings könnte man sich vielleicht vorstellen, dass die Idioplasmen der Ei- und der Samenzelle zwar anfänglich verschieden seien, beide aber die Fähigkeit besäßen, sich später in Keimplasma zu verwandeln. Dann bliebe aber völlig unverständlich, warum auch parthenogenetische Eier ein Richtungskörperchen ausstossen. Beides erklärt sich einfach, wenn in Samen- und Eizelle bis zu ihrer Reife ein verschiedenes histogenetisches Idioplasma herrscht, dem eine kleine Menge von Keimplasma beigegeben ist, und wenn dann später ersteres entfernt wird und das Keimplasma in beiderlei Zellen zur Herrschaft kommt. Der Vorgang wäre auch kein ausserordentlicher und sonst nirgends vorkommender, denn ganz analoge qualitativ ungleiche Theilungen des Idioplasmas

¹⁾ Vergleiche: Aufsatz XII.

müssen hundertfach in jeder Embryogenese vorkommen. Immerhin aber gebe ich bereitwillig zu, dass in dieser Frage das letzte Wort noch nicht gesprochen ist und möchte nur hervorheben, dass dadurch meine Theorie der Vererbung nicht betroffen wird. Denn für diese ist die Deutung des ersten Richtungskörpers nicht entscheidend, wohl aber die des zweiten. Letztere aber würde man natürlich auch dann noch als Halbierung der Zahl der Ahnenplasmen auffassen können, wenn sich herausstellen sollte, dass meine Deutung der ersten Theilung irrig wäre. Man würde dann die erste Theilung als blosse Einleitung zur zweiten auffassen¹⁾ als nothwendigen ersten Act der Reduction der Ahnenplasmen, dessen Nothwendigkeit wir allerdings zur Stunde noch nicht einsehen können.

Auch die von mir behauptete gesetzmässige Veränderung des Ideoplasmas in der Ontogenese, welche von so vielen, besonders stark aber von Kölliker²⁾ angegriffen wurde, wird jetzt als gerechtfertigt dastehen. Wenn der Kern einer Samenzelle im Stande ist, dem kernlosen Körper der Eizelle die in ihm enthaltenen Vererbungstendenzen aufzudrängen, und einen Organismus von rein väterlicher Art hervorzurufen, dann wird man sich dies schwerlich anders vorstellen können, als durch eine von Theilung zu Theilung fortschreitende, gesetzmässige Veränderung des Idioplasmas, welche dem Körper jeder einzelnen Zelle jeden Stadiums den ihr eigenen Charakter aufprägt, nicht nur in Bezug auf Gestalt, sondern auch in Bezug auf Function, ganz besonders in Bezug auf Theilungs-Rhythmus.

Ein weiterer Angriff von Prof. Vines richtet sich gegen meine Ansichten über die Entstehung der Variationen. In Aufsatz V suchte ich die Bedeutung der sexuellen

¹⁾ Dies verhält sich in der That so, wie im letzten Aufsatz näher ausgeführt ist. W. 1892.

²⁾ Kölliker, „Das Karyoplasma und die Vererbung“, eine Kritik der Weismann'schen Theorie von der Continuität des Keimplasmas. Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 44, S. 228. 1886.

Fortpflanzung darin, dass sie allein im Stande wäre, bei den höheren Pflanzen und Thieren diejenige Mannigfaltigkeit und stets wechselnde Mischung individueller Variationen hervorzurufen, deren die natürliche Züchtung zur Bildung neuer Arten bedarf. Ich bin auch heute noch der Ansicht, dass die Entstehung der sexuellen Fortpflanzung in der That auf dem Vortheil beruht, welcher durch sie der Thätigkeit der Naturzüchtung geboten wird, ja ich bin auch heute noch vollkommen überzeugt, dass nur durch die Einführung sexueller Fortpflanzung eine höhere Entwicklung der Organismenwelt möglich wurde. Dennoch möchte ich heute glauben, dass Vines im Recht ist, wenn er bestreitet, dass sexuelle Fortpflanzung der einzige Factor ist, welcher Metazoen und Metaphyten variabel erhält. Ich hätte auch schon in der englischen Ausgabe meiner Aufsätze es aussprechen können, dass ich in dieser Richtung seither meine Ansicht in etwas geändert habe. Mein leider allzu früh der Wissenschaft entrissener Freund de Bary hatte mich schon auf jene parthenogenetisch sich fortpflanzenden Pilze aufmerksam gemacht, welche auch Vines jetzt wohl mit Recht gegen diesen Theil meiner Ansicht anführt. Ich wollte aus den schon angeführten Gründen keinerlei Aenderungen an meinen Aufsätzen vornehmen. Uebrigens war ich mir zu der Zeit, als ich den betreffenden Aufsatz (1886) niederschrieb, wohl bewusst, dass meine damalige Ansicht über die Ursachen der individuellen Variation möglicherweise unvollständig sein könnte, und grade deshalb, um die Richtigkeit meiner Ansicht der allgemeinen Prüfung möglichst zugänglich zu geben, zog ich die Consequenzen daraus so scharf, wie ich es gethan habe, und stellte gradezu den Satz auf, dass Arten, die sich parthenogenetisch fortpflanzen, das Vermögen eingebüsst haben müssten, sich zu neuen Arten weiter zu entwickeln. Gleichzeitig aber begann ich selbst zu jener Zeit schon Versuche, welche auf die Prüfung dieses Satzes gerichtet waren, Versuche über die Variationsfähigkeit parthenogenetischer Arten, welche bis heute fortgesetzt wurden

und über welche ich bei einer späteren Gelegenheit einmal berichten zu können hoffe¹⁾).

Aber selbst wenn, wie es heute fast wahrscheinlich erscheint, sexuelle Fortpflanzung nicht die einzige Wurzel der individuellen Variabilität der Metazoen ist, so wird doch Niemand in Abrede stellen wollen, dass es das Hauptmittel ist, um diese Variationen zu steigern und in beliebigem Verhältniss miteinander zu mischen. Mir scheint, dass die bedeutende Rolle, welche diese Art der Fortpflanzung dadurch spielt, dass sie das Material für die Selectionsprozesse schafft, kaum dadurch vermindert würde, wenn man auch zugeben müsste, dass direkte Einflüsse auf das Keimplasma ebenfalls im Stande sind, individuelle Variabilität hervorzurufen. Selbst Vines hält es für wahrscheinlich, „dass die Abwesenheit der Sexualität bei diesen Pflanzen (den parthenogenetischen höheren Schwämmen) grade der Grund sein möchte, warum sich keine höheren Formen aus ihnen entwickelt haben; denn in dieser Hinsicht bieten sie einen auffallenden Gegensatz zu den höheren Algen, bei denen Sexualität scharf ausgesprochen ist“.

Wenn aber Vines bei dieser Gelegenheit sagt: „es könne kein Zweifel sein, dass sexuelle Fortpflanzung die Variation sehr wesentlich fördere“, so wird er damit nicht sagen wollen, dass dies ein selbstverständlicher Satz sei. Es wird ihm vielmehr bekannt sein, dass hervorragende Forscher, wie Strasburger²⁾, in der sexuellen Fortpflanzung grade umgekehrt ein Mittel sehen, die „Constanz der Species-Charaktere zu wahren“. Ich acceptire aber gern seine Zustimmung zu meiner Auffassung, die das Hauptresultat meines Aufsatzes V bestätigt, welches lautet: Sexuelle Fortpflanzung ist durch und für Naturzüchtung entstanden als das einzige Mittel, durch welches die individuellen

¹⁾ Siehe Aufsatz XII.

²⁾ Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung“. Jena 1884. S. 140.

Variationen in jedem Verhältniss miteinander verbunden und gemischt werden können.

Auch in Bezug auf das Problem der Vererbung erworbener (somatogener) Charaktere befindet Vines sich im Widerstreit mit mir. Er hält eine solche Vererbung für möglich. Ich habe sie in Abrede gestellt, weil sie mir nicht — wie vorher allgemein angenommen wurde — selbstverständlich zu sein schien, sondern gänzlich unerwiesen, und weil ich glaube, dass völlig unbewiesene Annahmen von solcher Tragweite nicht gemacht werden sollten, wenn sie noch dazu eine Menge von sehr unwahrscheinlichen Voraussetzungen zu ihrer Erklärung bedürfen. Ich habe alle mir zugänglichen Behauptungen von einer solchen Vererbung so genau geprüft, als es mir möglich war, und habe gefunden, dass sie alle keinen beweisenden Werth haben. Es gibt keine Vererbung von Verstümmelungen, und diese bildete bis jetzt die einzige thatsächliche Basis für die Annahme einer Vererbung somatogener Variationen. Wenn ich dennoch auch in dem letzten Aufsatz nicht gradezu jede Möglichkeit einer derartigen Vererbung leugnete, so sollte mir Professor Vines daraus keinen Vorwurf machen, eher ein Verdienst. Denn es ist nicht Sache des Naturforschers, einen Satz, den er nach dem Stand unserer Einsicht für richtig halten muss, als ein unfehlbares Dogma hinzustellen. Vines findet meine „statements of opinion so fluctuating that it is difficult to determine what his position exactly is“, allein meine Meinung hätte er leicht constatiren können, wenn er anstatt promiscue einzelne Stellen aus den acht Aufsätzen und den acht Jahren ihrer Hervorbringung nebeneinander zu stellen, allein den letzten von ihnen zu Rathe gezogen hätte. Dieser Aufsatz handelt ja speciell „of the supposed transmission of mutilations“, und am Schlusse desselben wird mein Urtheil über den Stand des Problems der Vererbung erworbener (somatogener) Charaktere folgendermassen zusammengefasst: „die Entscheidung über das Lamarck'sche Princip liegt in der Erklärung der beobachteten Umwandlungs-Erscheinungen. Können

sie, wie ich es glaube, ohne Zuhülfenahme dieses Principis erklärt werden, dann haben wir kein Recht, eine Vererbungsform anzunehmen, die wir nirgends als existirend nachweisen können, und nur, wenn gezeigt werden könnte, dass wir ohne diese Annahme durchaus und für immer nicht ausreichen werden, dürfen und müssen wir sie annehmen“.

De Vries, der ausgezeichnete Botaniker, hat darauf hingewiesen, dass gewisse Bestandtheile des Zellkörpers, z. B. die Chromatophoren der Algen, direkt von der mütterlichen Eizelle auf den Tochter-Organismus übertragen werden, während die männliche Keimzelle gewöhnlich keine Chromatophoren enthält. Hier wäre also, wie es scheint, eine Vererbung somatogener Variationen möglich. Bei diesen niedern Pflanzen ist eben der Unterschied zwischen somatischen und Propagationszellen noch gering, und der Körper der Eizelle braucht nicht eine völlige Umwandlung in chemischer und structueller Beziehung zu erleiden, wenn er sich zum Körper der somatischen Zellen des Tochter-Individuums entwickelt. Was hat das aber zu thun mit dem Problem, ob z. B. der Clavierspieler durch Uebung erzielte Kräftigung seiner Finger-muskeln auf seine Nachkommen vererben kann? Wie gelangt dieses Uebungsresultat in seine Keimzellen? Darin liegt das Räthsel, welches diejenigen zu lösen haben, welche eine Vererbung somatogener Charaktere behaupten.

Dass bei Thieren der Körper der Eizelle nichts zur Vererbung beiträgt, beweisen die oben mitgetheilten Beobachtungen Boveri's an kernlosen Seeigel-Eiern. Wenn also dennoch eine Vererbung somatogener Charaktere stattfinden sollte, so könnte sie nur durch die Kernsubstanz der Keimzellen, durch das Keimplasma stattfinden und nicht in patentem, sondern in latentem Zustand.

Gewiss ist der Verzicht auf das Lamarck'sche Princip keine Erleichterung für die Erklärung der Erscheinungen; aber es ist uns doch sicherlich nicht um eine möglichst bequeme, aber bloß formale Erklärung der Artumwandlung zu thun, sondern um die Auffindung der realen, d. h. der richtigen

Erklärung. So werden wir also versuchen müssen, die Erscheinungen ohne dieses Princip zu erklären, und ich glaube darin bereits einen Anfang gemacht zu haben. Vor Kurzem erst habe ich dies auch an einer derjenigen Erscheinungen versucht, bei welcher man wohl am wenigsten geglaubt hätte, das Princip der Umwandlung durch Uebung entbehren zu können, nämlich an der künstlerischen Begabung des Menschen¹⁾. Ich legte mir die Frage vor, ob der Musiksinn des Menschen sich in seiner Entstehung begreifen liesse, ohne eine Steigerung der ursprünglichen Gehöranlage durch Uebung anzunehmen. Ich kam aber auch hier zu dem Resultat, dass wir nicht nur dieses Princip zur Erklärung nicht bedürfen, sondern dass Uebung in der That keinen Antheil an der Existenz des Musiksinnes hat.

¹⁾ Siehe Aufsatz X.



AMPHIMIXIS

ODER

DIE VERMISCHUNG DER INDIVIDUEN.

JENA 1891.

VORWORT.

Der vorliegende Aufsatz bildet den Schluss der Reihe von Abhandlungen über biologische Probleme, welche sich im Laufe dieses letzten Jahrzehnts einander gefolgt sind. Sie begannen mit einer Untersuchung über die Dauer des Lebens, führten dann zu der Frage über die biologische Wurzel des Todes und wandten sich später gewissen Erscheinungen der Vererbung und Fortpflanzung zu, deren thatsächlichen Bestand sie zu klären und zu sichern, deren Wesen und Bedeutung sie zu ergründen suchten.

In wie genauem innern Zusammenhang diese Arbeiten über scheinbar recht verschiedenartige Fragen stehen, wird vielleicht erst durch diesen letzten Aufsatz ganz klar werden, der gewissermaassen den Schlussstein zu dem Gesamtbau aller vorhergehenden bildet, wenn auch seine Hauptaufgabe nur das Problem der sogenannten „geschlechtlichen Fortpflanzung“ ist. Dass das, was wir so zu nennen gewohnt sind, im Grunde eigentlich gar keine blosse Fortpflanzung ist, sondern ein Vorgang *sui generis*, der mit Fortpflanzung verbunden sein kann und bei höheren Thieren und Pflanzen auch meist verbunden ist, bei niederen aber getrennt von ihr abläuft, dass seine Bedeutung nicht in der Erhaltung der Lebensbewegung liegt, sondern in der Vermischung der Individualitäten, — diese Gedanken besser noch als in den

früheren Aufsätzen zu begründen, war das Endziel dieser letzten Abhandlung.

Zu seiner Erreichung war es erste Vorbedingung, auf die merkwürdigen morphologischen Vorgänge, welche die Reifung der Fortpflanzungszellen begleiten, zurückzukommen und ihre Deutung auf Grundlage der neuesten Erfahrungen, wenn möglich, nun endgültig richtig zu stellen. Es war aber auch ferner unerlässlich, die auf diesem Gebiete gewonnenen Anschauungen auf das der Conjugation zu übertragen, sowie manche andere Erscheinungen zu der Betrachtung herbeizuziehen, wie die verschiedenen Formen der Fortpflanzung, gewisse Seiten der Vererbungsfrage, die Unsterblichkeit der Einzelligen, weil sie alle auf das Innigste untereinander zusammenhängen und sich gegenseitig bedingen.

So sind die Gedankenfäden, welche sich durch die vorhergehenden Aufsätze hindurchziehen, an vielen Hauptpunkten hier wieder aufgenommen und zu gemeinsamem Geflecht vereinigt worden. Möchten die neuen Vorstellungen, zu welchen diese Untersuchungen hingeleitet haben, weiterer Forschung ein fruchtbarer Boden werden.

Lindau am Bodensee, den 12. September 1891.

August Weismann.

INHALTSÜBERSICHT.

	Seite
Einleitung	679
I. Die Bedeutung der Reifungsvorgänge der Keimzellen .	691
Die Reifung des Eies	691
Die Reifung der Samenzellen.	695
Die zweimalige Halbirung der Kernsubstanz bei der Keimzellen- Bildung	702
Andere Typen der Keimzellen-Reifung	722
Einwürfe.	729
II. Vererbung bei parthenogenetischer Fortpflanzung . . .	735
Die Reifungsvorgänge im parthenogenetischen Ei.	735
Beobachtungen über Vererbung bei Parthenogenese.	746
Entstehung des parthenogenetischen Eies aus dem befruchtungs- bedürftigen	759
III. Amphimixis als Conjugation und Befruchtung.	767
Thatsachen der Conjugation	767
Deutung der Erscheinungen	775
Einwürfe	781
Tiefere Bedeutung der Conjugation	783
Amphimixis bei allen Einzelligen.	788
Verjüngungs- und Vermischungs-Theorie.	791
Gibt es einen natürlichen Tod bei den Einzelligen?	802
Das Auftreten der Amphimixis in der Organismenwelt	811



ZEICHNUNGEN ZUM LETZTEN AUFSATZ.

Fig. I.	Samenbildung von <i>Ascaris megalocephala</i>	Seite 697
„ II.	Eibildung „ „ „	698
„ III.	Verhalten der Idanten bei der Entwicklung der Keimzellen	719
„ IV.	Samenbildung von <i>Pyrrhocoris</i>	723
„ V.	Schema eines Doppel-Idanten	727
„ VI.	Bildung der „	728
„ VII.	Kranz aus 4 Idanten	729
„ VIII.	Reifung des parthenogenetischen Eies.	738
„ IX.	Keimbläschen des parthenogenetischen Eies von <i>Artemia</i>	740
„ X.	Die beiden Varietäten von <i>Cypris reptans</i> A und B	749
„ XI.	Conjugation von <i>Paramaecium</i>	770
„ XII.	Schema der Conjugation von <i>Colpidium</i>	771





E I N L E I T U N G.

Schon ist mehr als ein Decennium verflossen, seitdem die biologische Forschung sich mit erneuter Energie der Lösung der Befruchtungs-Frage zugewandt hat. Nachdem die Brüder Hertwig und Fol zuerst die Vereinigung der Kerne von Samenzelle und Ei kennen gelernt und gezeigt hatten, dass das Ei vor seiner Befruchtung eine gewisse vorbereitende Veränderung durchmache, welche in der Ausstossung der schon früher bekannten Richtungskörperchen bestehe, versuchte man in die Bedeutung dieses Vorgangs einzudringen. Was konnte es sein, das aus der Eizelle entfernt werden musste, ehe sie befruchtungsfähig war? Die erste Antwort welche darauf versucht wurde, beruhte auf der bis dahin wohl allgemein herrschenden, wenn auch nirgends klar formulirten Vorstellung, dass die Befruchtung eine Vereinigung gegensätzlicher Kräfte sei, gewissermaassen eines männlichen und weiblichen Princip, welche durch ihre Vereinigung das Leben neu anfachen, welches ohne diese „Verjüngung“ allmählig auslöschen müsse. Gewiss war es völlig gerechtfertigt, auf Grund dieser überkommenen Vorstellung von der Bedeutung der Befruchtung den Versuch zu machen, die aus dem reifenden Ei ausgestossenen Körperchen als die Träger des einen dieser beiden gegensätzlichen Kräfte zu betrachten, welche vorher in

der Eizelle vereint gewesen waren, nun aber, wo es sich darum handelte, das Ei befruchtungsfähig zu machen, getrennt werden mussten. Die Richtungskörper wurden demnach als die Träger des männlichen Principis aufgefasst, durch dessen Entfernung das Ei nun erst geschlechtlich differenziert, d. h. weiblich gemacht wurde. Der Gedanke war nicht nur geistreich, sondern, was mehr ist, er war eine richtige Consequenz aus den bisherigen unbestimmten Vorstellungen über das Wesen der Befruchtung; er musste aufgestellt werden, wenn es zu einer Klärung dieser Vorstellungen selbst kommen sollte. Ich wenigstens bin gewiss der Letzte, der auf die drei Forscher, welche diese Hypothese aufstellten, den ersten Stein wirft, wenn ich auch vielleicht am meisten dazu beigetragen habe, dieselbe als unrichtig nachzuweisen. Es gibt nothwendige Irrthümer, durch die der Weg zur Wahrheit geht.

Was mich gegen die Deutung Sedgwick-Minot's, Balfour's und Edouard van Beneden's von vornherein einnahm, waren nicht nur gewisse einzelne, später mit Recht gegen sie geltend gemachte Vererbungs-Erscheinungen, sondern es war die Thatsache der Vererbung überhaupt und die Vorstellung vom Wesen der Befruchtung, zu welcher ich damals schon auf Grundlage dieser Thatsache gekommen war, ohne freilich ihre Richtigkeit mir selbst oder Andern schon erweisen zu können.

Es treten uns bei der amphigonen Fortpflanzung zwei Erscheinungen zugleich entgegen, nämlich erstens die Befruchtung im eigentlichen Sinne, d. h. die Thatsache, dass das Ei nur dann sich zum neuen Wesen entwickelt, wenn es mit der Samenzelle sich vereinigt hat, wonach diese Vereinigung als eine „Belebung des Eies“ erscheint (V. Hensen), und dann die Vermischung zweier Vererbungstendenzen. Seit den ältesten Zeiten musste es ins Auge fallen, dass die Eigenschaften des Vaters ebensowohl als die der Mutter sich in dem Kinde wieder zeigen können. Theilweise stellte man sich diese Uebertragung in materiellem Sinne vor, indem man etwas von der Substanz der Mutter oder des Vaters als Grund-

lage des kindlichen Organismus dachte, theilweise fasste man es als die blossе Uebertragung einer Bewegung auf. So gibt nach Aristoteles der Vater nur den Anstoss zur Bewegung, die Mutter aber liefert den Stoff; L wenhoek und die  brigen „Spermatisten“ liessen den Samen allein die Substanz bilden f r den F tus, w hrend seine Gegner Swammerdam und Malpighi als sogenannte „Ovisten“ wieder auf Aristoteles zur ckgingen, insofern sie nur die Mutter materielle Substanz, n mlich das Ei liefern liessen, den m nnlichen Einfluss aber auf eine „Aura seminalis“, also doch wohl auch eine Bewegungs bertragung beschr nkten. Einzelne stellten sich die Vererbung durch die Befruchtung als einen rein immateriellen Vorgang vor. So Harvey in seiner merkw rdigen und bis ins Einzelne ausgedachten Befruchtungstheorie, nach welcher die Conception ein geistiger Vorgang ist, indem die den Gehirnwindungen vergleichbaren Falten der Uterus-Schleimhaut auf die Einwirkung des Samens den F tus in sich erzeugen sollten,  hnlich wie das Gehirn auf die Einwirkung  usserer Eindr cke Gedanken in sich erzeugt. Der doch offenbar von der Conception des Weibes hergenommene tropische Ausdruck der Conception eines Gedankens wurde also hier wieder r ckw rts zur Erkl rung des Vorgangs benutzt, von welchem er hergenommen war.

Durch alle Befruchtungstheorien bis auf die neueste Zeit herauf geht aber der Grundgedanke, dass bei der geschlechtlichen Fortpflanzung grade die Befruchtung, d. h. die „Belebung des Eies“, die Hauptsache und, sozusagen, der eigentliche Zweck ist. Die andere Seite dieser Fortpflanzungsweise trat dagegen sehr zur ck; dass bei der Befruchtung zugleich zwei verschiedene Anlagen, n mlich diejenigen des Vaters und der Mutter, zu der einzigen des Kindes verschmolzen wurden, erschien nebens chlich, ja selbstverst ndlich als eine gewissermaassen unvermeidliche Nebenwirkung der Befruchtung. Wenn dies auch nirgends ausgesprochen wurde, so klingt es doch durch alle Aeusserungen der alten und modernen Schriftsteller hindurch. So lange man keine andere Zeugung kannte, als

die geschlechtliche, war ja auch diese Auffassung der Befruchtung unvermeidlich, es mussten eben, so schien es, immer zwei Individuen zusammenwirken, um ein drittes ins Leben zu rufen, und da konnte es kaum sehr überraschen, wenn dieses neue Wesen seinen beiden Erzeugern ähnlicher ausfiel, als irgend welchen andern Lebewesen. Aber auch in der neueren Zeit, als man andere Fortpflanzungsweisen bei Thieren und Pflanzen kennen gelernt hatte, sah man doch zunächst darin keinen Anlass, diese Auffassung der Befruchtung als eines belebenden, neues Leben hervorrufenden Processes zu ändern. Denn nicht alle höheren Wesen besitzen das Vermögen ungeschlechtlicher Vermehrung, und es leuchtete ein, dass eine gewisse Complicirtheit der Organisation diesen Vermehrungsprocess ausschloss. Dann aber genügt auch die ungeschlechtliche Fortpflanzung selbst bei niedern Organismen bei Weitem nicht immer für alle Erfordernisse der Art-erhaltung, und die Erzeugung neuer Individuen aus einzelligen, befruchtungsfähigen Keimen musste daneben als ein wesentlicher Vortheil erscheinen.

Die erste Thatsache, welche die Auffassung der Befruchtung als eines Lebensweckers zu erschüttern geeignet gewesen wäre, war die durch C. Th. von Siebold¹⁾ und Rudolph Leuckart²⁾ entdeckte Parthenogenese. Als man erkannt hatte, dass ein Ei unter Umständen sich auch ohne Befruchtung zum neuen Organismus entwickeln kann, so hätte dies allein wohl schon genügen können, um zu schliessen, dass „Belebung des Keimes“ nicht der „Zweck“ der Befruchtung, ich meine der Grund ihrer Einführung in die Lebenserscheinungen sein kann. Allein wie lange hat es gedauert, bis die Thatsache der Parthenogenese allgemein anerkannt war! sie ist es in gewissen Kreisen heute noch nicht. Noch vor zehn Jahren hielt sie ein hervorragender Physiologe,

¹⁾ C. Th. von Siebold, „Wahre Parthenogenesis“. Leipzig 1856.

²⁾ Rudolph Leuckart, „Zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten“. Frankfurt 1858.

Pflüger, nicht für erwiesen, und die meisten Botaniker waren noch geneigt, an ihrem Vorkommen nicht nur bei Pflanzen, sondern auch bei Thieren zu zweifeln, weil es damals so schien, als ob sie bei Pflanzen fehlte und nur irriger Weise bisher angenommen worden sei. Als dann de Bary und Farlow bei einigen Farnen die Erscheinung unzweifelhaft nachgewiesen hatten, Andere sie bei gewissen Pilzen, den Basidiomyceten, auffanden, somit also das Vorkommen von Parthenogenese bei einigen Pflanzen und bei vielen Thieren nicht mehr zu leugnen war, versuchte man die Erscheinung in das Prokrustesbett der überkommenen Vorstellungen von der Befruchtung hineinzupressen. Früher schon war durch den geistreichen französischen Forscher Balbiani die Ansicht aufgestellt worden, dass schon an den Keimstätten, den Ovarien und Spermatarien, eine bis dahin übersehene, gewissermaassen geheime Vorbefruchtung stattfände, die dann also neben der eigentlichen, bisher bekannten Befruchtung vorkäme und in Fällen von Parthenogenese als Ersatz für diese letztere dienen müsse. So tief war die Vorstellung eingewurzelt, dass neues Leben nur durch Befruchtung entstehen könne.

Aber selbst solche Forscher, welche an der Thatsächlichkeit der Parthenogenese nun nicht mehr zweifelten, konnten sich nicht sofort und vollständig von den überkommenen Anschauungen losreissen, vielmehr machten auch sie den Versuch, die neuen Thatsachen in die Form der alten Anschauungen einzupassen. Vielleicht der interessanteste Versuch dieser Art rührt von V. Hensen her. Er erkennt zwar vollkommen an, dass durch die Parthenogenese die „bisherigen Anschauungen über geschlechtliche Fortpflanzung umgestossen sind“, indem dadurch der bisherige Fundamentalsatz der geschlechtlichen Zeugung hinfällig wird, welcher lautete, dass eine der beiderlei Geschlechtszellen für sich allein nicht entwicklungsfähig sei; aber er meint, dass wir dieser „immerhin vereinzelter Fälle halber es nicht missachten dürfen, dass die Nothwendigkeit der Befruchtung sehr überwiegt und bis in die tiefsten Regionen das Treiben der

Bionten beherrscht“ (Phys. d. Zeug. p. 160). Hensen knüpfte nun an die Thatsache an, dass bei manchen Thieren (Bienen und Wespen) durch Parthenogenesis nur männliche Individuen hervorgebracht werden, bei andern, nämlich bei *Psyche*, *Solenobia* (Schmetterlingen) und bei *Apus*, *Artemia* und *Limnadia* nur weibliche, ferner daran, dass bei manchen Schmetterlingen (*Liparis*) einzelne Eier die Fähigkeit aufweisen, sich ohne Befruchtung zu entwickeln, aber nur zu Männchen, oder sogar nur zu Raupen, die später absterben, oder schliesslich gar nur zu irgend einem späteren oder früheren Embryonalstadium. Daraus folgert er, dass es sich hier „um eine Stufenfolge von Erscheinungen handelt“, „um eine Abstufung von Entwicklungsfähigkeit und Zeugungsfähigkeit, also von Eigenschaften, die man füglich als sexuelle Kraft bezeichnen kann.“ Er dachte sich also damals, wenn ich ihn recht verstehe, dass diese „sexuelle Kraft“ zwar für gewöhnlich nur durch Befruchtung in die Eizelle gelangt, dass sie aber unter Umständen in den weiblichen Keimzellen allein enthalten sein könne und zwar in verschiedenem Grade. Solche Eier können dann auch ohne Befruchtung die Embryonalentwicklung eingehen und je nach der Höhe ihrer „sexuellen Kraft“ ein kürzeres oder längeres Stück weit die Entwicklung durchlaufen, manche nur bis zu einem gewissen Furchungsstadium, andere bis zur Vollendung des Raupenstadiums, noch andere bis zur Herstellung des geschlechtsreifen Thieres, des Schmetterlings. Aber auch dann noch gibt es verschiedene Stufen der „sexuellen Kraft“, denn Hensen betrachtet die Männchen offenbar als das Erzeugniss geringerer „sexueller Kraft“, als die Weibchen; Eier, aus welchen bei Ausbleiben der Befruchtung nur Männchen hervorgehen (Biene), sind für ihn solche von geringerer „sexueller Kraft“, als Eier, aus welchen bei Ausbleiben der Befruchtung nur Weibchen hervorgehen. Auch diese Anschauung beruht in letzter Instanz auf der Vorstellung von der Lebenserhaltung des Befruchtungsvorgangs, denn Männchen allein können die Art nicht erhalten und Eier, welche ohne Befruchtung nur Männchen

hervorbringen, sind ausser Stande, das Leben dauernd zu erhalten, führen zum Untergang der Art, wie Eier von noch geringerer „sexueller Kraft“ schon zum Untergang des Embryos oder doch der Raupe führen. Eine Consequenz dieser Anschauung war es, wenn Hensen es zweifelhaft fand, „ob die sexuelle Kraft so weit gesteigert werden kann, dass die Männchen ganz entbehrlich werden“, ob also Parthenogenese nicht nur einige Generationen hindurch, sondern auf unbegrenzte Generationsreihen hinaus, also wie die geschlechtliche Fortpflanzung andauern könne. Hensen stand übrigens dieser letzteren Frage vorurtheilsfrei gegenüber und erwartete die Entscheidung von den Thatsachen, und wirklich lag ja auch für ihn theoretisch keine Unmöglichkeit vor, dass sich die „sexuelle Kraft“ in den Weibchen nicht so weit sollte steigern können. Er stand überhaupt damals schon unsern heutigen Ansichten über Befruchtung weit näher, als viele Andere. Denn die Mehrzahl der Forscher hielt Parthenogenese für den Nacherfolg einer ihr in früheren Generationen vorausgegangenen Befruchtung und stellte sich vor, dass diese „Nachwirkung“ niemals auf unbegrenzte Generationen hinaus anhalten könne, sondern dass der „belebende“ oder „verjüngende“ Einfluss der Befruchtung immer wieder von Zeit zu Zeit eintreten müsse, wenn die Fortpflanzungsfähigkeit nicht erlöschen solle. Auf dieser Grundvorstellung von „der Belegung des Keimes durch die Befruchtung“ beruht das bei fast allen Schriftstellern bis jetzt hervorgetretene Widerstreben, die vorgelegten Thatsachen dauernder, rein parthenogenetischer Fortpflanzung z. B. bei den Ostracoden anzuerkennen. Es ist ja richtig, dass ein absoluter Beweis für die unbegrenzte Dauer dieser Fortpflanzungsweise nicht beigebracht werden kann, da der Beobachtung unbegrenzte Zeiträume und ungezählte Generationsfolgen nicht zur Verfügung stehen; aber wer zweifelt daran, dass die unserem Bewusstsein am tiefsten eingeprägte und in diesem Sinne „gewöhnlichste“ Fortpflanzung, die geschlechtliche, unbegrenzt andauern kann? und doch ist für diese Annahme ebenso

wenig ein Beweis durch die Erfahrung möglich. Es hält, scheint es, sehr schwer, sich von der eingewurzelten Vorstellung, dass Befruchtung ein das Leben erneuernder Vorgang, eine „Lebens-Verjüngung“ sei, loszumachen, so wenig man auch zu sagen weiss, welcher Natur eigentlich dieser Vorgang der Verjüngung sein möge. Unbewusst spielt hier die alte Vorstellung von einer besonderen „Lebenskraft“ mit herein, eine Vorstellung, die gewiss nicht dadurch schon wissenschaftliche Berechtigung erhält, dass wir, wie Bunge ganz richtig bemerkt, heute noch immer recht weit davon entfernt sind, irgend einen der Lebensvorgänge bis in seine letzten Wurzeln klarzulegen und auf die bekannten Kräfte zurückzuführen. Ich glaube kaum, dass wir dazu jemals im Stande sein werden, aber solange nicht nachgewiesen wird, dass principielle Gründe die Erklärbarkeit der Lebensvorgänge durch die bekannten chemisch-physikalischen Kräfte der Materie ausschliessen, solange erscheint mir ein Aufgeben des Versuchs einer solchen Erklärung von Seiten der Wissenschaft nicht berechtigt. Die Vorstellung von einer Lebenskraft und die von der Befruchtung, als einer Lebenserneuerung, hängen inniger zusammen, als man gewöhnlich sich bewusst wird.

Die Thatsache der Uebertragung der beiden elterlichen Vererbungstendenzen auf das Kind zusammen mit der Thatsache der Parthenogenese führten mich schon früh auf die Vorstellung, das Wesentliche der Befruchtung möchte nicht in der angenommenen „Belebung“ des Eies, oder in einer Vereinigung entgegengesetzter („polarer“) Kräfte zu suchen sein, sondern eben grade in der Vereinigung zweier Vererbungstendenzen, in der Vermischung also der Eigenschaften zweier Individualitäten. Was bei der Befruchtung von der männlichen und der weiblichen Seite zusammenkommt, sei also nicht seinem innersten Wesen nach grundverschieden, sondern vielmehr grade im Wesentlichen gleich und nur in Punkten secundärer Bedeutung verschieden. In diesem Sinne war es gemeint, wenn ich schon kurze Zeit nach der Ent-

deckung des fundamentalen Befruchtungsvorgangs den Satz aussprach, dass die beiden Keimzellen, welche sich bei der Befruchtung verbinden, sich verhielten wie Eins zu Eins, d. h. dass sie ihrem Wesen nach gleich seien.

War diese Auffassung die richtige, so musste die oben-erwähnte Deutung der Richtungskörper-Ausstossung, wie sie Sedgwick-Minot, Balfour und E. van Beneden gegeben hatten, irrig sein, denn dann gab es überhaupt kein männliches „Princip“, welches aus dem Ei ausgestossen werden konnte, es gab nur väterliche oder mütterliche Vererbungssubstanz; war dagegen jene Minot'sche Gonoblastiden-Theorie begründet, dann musste meine Vermuthung, es handle sich bei der Befruchtung wesentlich nur um die Vereinigung zweier individuell verschiedener Vererbungstendenzen, aufgegeben werden.

Die Entscheidung schien mir durch die Parthenogenese möglich zu sein. Wenn parthenogenetische Eier sich entwickeln, ohne vorher Richtungskörper auszustossen, so musste dies der Minot'schen „Ersatztheorie“, wie sie O. Hertwig neuerdings genannt hat, eine wesentliche Stütze sein; wurden indessen auch hier Richtungskörper gebildet, dann konnten sie unmöglich das „männliche Princip“ der Eizelle bedeuten. Es gelang mir zuerst bei den parthenogenetischen Eiern einer Daphnide, *Polyphemus Oculus*, einen Richtungskörper nachzuweisen und später in Verbindung mit Ischikawa bei den parthenogenetischen Eiern verschiedener anderer Daphniden-Arten, wie auch bei solchen von Ostracoden und Räderthieren denselben Nachweis zu führen. Blochmann wies einen Richtungskörper bei den parthenogenetischen Eiern von Blattläusen nach, und es unterlag so keinem Zweifel mehr, dass bei den meisten, wenn nicht bei allen parthenogenetischen Eiern Richtungskörper gebildet werden, und es fragte sich, was man an ihre Stelle setzen könne.

Noch ehe das Vorkommen von Richtungskörpern bei Parthenogenese völlig sicher gestellt war, hatte ich versucht, der Ersatztheorie eine andere Deutung der Richtungskörper-

Bildung gegenüber zu stellen. Jedermann weiss, wie durch Auerbach, Bütschli, Flemming und Andere die Vorgänge der Kerntheilung zuerst zu unsrer Kenntniss gebracht und der Nachweis eines höchst wunderbaren und minutiösen Theilungs-Apparates geführt worden war, offenbar dazu bestimmt, die bis dahin noch räthselhafte, „chromatische Substanz“ des Kerns, die sog. Kernschleifen, aufs Genaueste der Länge nach halbirt den zwei neu sich bildenden Tochterkernen zuzuführen. Diese chromatischen „Stäbchen“ des Kerns traten nun in ein neues Licht, als E. van Beneden uns zuerst die Thatsache kennen lehrte, dass bei der Befruchtung diese Kernstäbchen in gleicher Anzahl in den beiden Kernen der männlichen und weiblichen Keimzelle enthalten sind und sich nebeneinander lagern, um so den Chromatingehalt des ersten Embryonalkerns zu bilden. Aus diesen und einigen andern Thatsachen wurde es zunächst immer wahrscheinlicher, dass die Chromatinstäbchen das Wesentlichste beim Befruchtungsprocess sind, diejenige Substanz, um deren Vereinigung es sich dabei in erster Linie handelt, dass sie der Träger der Vererbungstendenzen ist. In diesem Sinne sprachen sich kurz hintereinander Strasburger, O. Hertwig, ich selbst und v. Kölliker aus; wir betrachteten die Stäbchensubstanz des Kerns als das von Nägeli seiner Zeit in scharfsinnigem Gedankengang erschlossene und geforderte Idioplasma, die nicht flüssige, sondern organisirte, eine complicirte, feinste Structur besitzende, von einer auf die andere Generation sich übertragende Vererbungssubstanz.

Damit war aber immer noch nicht entschieden, ob nicht doch eine „Belebung des Keims“ in der Befruchtung zu sehen sei, und O. Hertwig war offenbar von diesem Gedanken noch nicht losgekommen, wenn er in derselben, eben erwähnten Schrift vom Jahre 1885 bei dem Satz stehen blieb, „die befruchtende Substanz ist zugleich der Träger der Eigenschaften, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden“. In gewissem Sinne könnte man zwar auch heute noch diese Ausdrucksweise aufrecht halten und von

einer „befruchtenden Substanz“ sprechen, insofern ja in der That die Substanzmenge beider bei der Befruchtung zusammenwirkender Kerne erforderlich zu sein scheint, damit die Entwicklung beginne. Dabei handelt es sich aber nur um die Herstellung einer gewissen zur Entwicklung erforderlichen Quantität von Kernsubstanz, und die Parthenogenese zeigt uns, dass diese Quantität durch Unterbleiben der zweiten Richtungskörpertheilung auch von einer Geschlechtszelle allein geliefert werden kann. Eine „befruchtende Substanz“ also im eigentlichen und bisher üblichen Sinne des Wortes gibt es nicht, und der Gedankenschritt von der alten zur neuen Befruchtungslehre vollendete sich erst dadurch, dass man diese Vorstellung einer „befruchtenden Substanz“ im alten Sinne völlig aufgab und erkannte, dass die Befruchtung überhaupt keinen andern Sinn habe, als den, die Vererbungssubstanz zweier Individuen in einem neuen Individuum zusammenzubringen.

Dieser Schritt erfolgte durch Strasburger und mich. Ersterer erkannte mit mir und O. Hertwig die Wesensgleichheiten der beiden Geschlechtszellen in Bezug auf ihren Hauptbestandtheil und die secundäre Natur ihrer Unterschiede, er ging aber über Letzteren hinaus, indem er „alle Geschlechtsdifferenzirungen“ nur als Mittel auffasste, um die beiden zum Geschlechtsact nothwendigen Zellkerne zusammenzuführen. Diese Auffassung theilte ich nicht nur vollkommen, sondern verwarf von ihr aus die ganze bisherige dynamische Befruchtungstheorie, indem ich den Zweck der Befruchtung nicht mehr in einer „Belebung des Keimes“, in einer „Verjüngung des Lebensprocesses“ erkennen konnte, sondern einfach in der Vermischung zweier individuell verschiedener Vererbungstendenzen. Was bisher gewissermaassen nur eine unvermeidliche Nebenwirkung geschehen hatte, eben diese Vermischung, wurde dadurch zur Hauptsache, und was bisher als das Wesentliche gegolten hatte, die „Belebung des Keims“ durch Zusammenwirken

zweier entgegengesetzter Geschlechtszellen, sank vom Endzweck zum blossen Mittel herab. So sehr war ich damals schon überzeugt, dass die Thatsachen keine andre Deutung mehr gestatteten, dass ich gradezu aussprach¹⁾, man müsse einen Eikern ebenso gut mit einem andern Eikern „befruchten“, d. h. entwicklungsfähig machen können, als mit einem Spermakern. Es heisst in jener Schrift: „Wenn es ausführbar wäre, in das Ei irgend einer Art den Eikern eines andern Eies künstlich hineinzubringen, so würde dieser wahrscheinlich die Rolle des Spermakerns übernehmen, sich mit dem eignen Kern des ersten Eies copuliren und damit den Beweis liefern, dass Ei und Spermakern in der That gleich sind.“ Bekanntlich ist dieser Versuch einige Jahre später durch Boveri ausgeführt worden, wenn auch mit zwei Spermakernen, nicht mit zwei Eikernen. Der Verjüngungstheorie aber hielt ich entgegen, dass nicht etwa „polare“ Gegensätze und deren Vereinigung das Wesen der Befruchtung ausmachten, dass es überhaupt dabei keine „männliche“ und „weibliche“ Substanz der Kernstäbchen gebe, sondern nur eine „mütterliche und väterliche“ Substanz, dass das Wesen der Befruchtung nichts Anderes bedeuten könne, als eine Vermischung der Vererbungstendenzen von Vater und Mutter.

¹⁾ Aufsatz V, p. 120.





I. DIE BEDEUTUNG DER REIFUNGS- VORGÄNGE DER KEIMZELLEN.

Die Reifung des Eies.

Auf diese soeben entwickelten Vorstellungen gestützt, suchte ich nun die bisherige Deutung der Richtungskörper-Bildung beim thierischen Ei durch eine andere zu ersetzen. Wenn es nicht das „männliche“ Princip war, welches mit den Richtungszellen aus dem gereiften Ei entfernt werden muss, was Anderes konnte es sein?

Durch Giard, Bütschli und O. Hertwig war schon früher die Zellnatur der Richtungskörper bewiesen worden; van Beneden hatte gezeigt, dass sie Chromatin enthalten und dass bei jeder der beiden Zelltheilungen, welche zur Abschnürung einer Richtungszelle führen, die Hälfte der im Ei enthaltenen Chromatosomen mit dem Kern der Richtungszelle aus dem Ei austritt. Wenn nun das Chromatin das Idioplasma ist, d. h. die Vererbungssubstanz, diejenige Substanz, welche die Natur, das Wesen der Zelle und ihrer Descendenz bestimmt, so müssen verschiedenartige Zellen auch verschiedenartiges Idioplasma enthalten. So gestaltete sich meine früher schon aufgestellte Keimplasma-Theorie einfach in folgender Weise. Die befruchtete Eizelle enthält in ihrem Kern Keim-

plasma, d. h. ein mit sämtlichen Vererbungstendenzen der Art ausgerüstetes Idioplasma; bei jeder der Zelltheilungen, durch welche das Ei zum ganzen Organismus wird, spaltet sich dieses Idioplasma in zwei, der Masse nach gleiche Hälften für die Kerne der beiden Tochterzellen; diese sind aber ihrem Wesen nach nicht immer gleich, vielmehr nur da, wo Zellen gleicher Bedeutung entstehen, überall da aber verschieden, wo Zellen von verschiedener Entwicklungsbedeutung aus der Theilung hervorgehen. Das Keimplasma der Eizelle verändert sich also während der Ontogenese stetig, indem die in ihm enthaltenen Entwicklungstendenzen sich zerlegen und auf die Zellen der successiven Zellgeneration mehr und mehr vertheilen, bis schliesslich jede Zellenart des Körpers nur noch diejenigen Entwicklungstendenzen enthält, die ihrer specifischen histologischen Natur entsprechen. Jede specifische Zelle wird also beherrscht von ihrem specifischen Idioplasma.

Sobald ich einmal zu dieser Vorstellung gelangt war, lag es nahe, ja es war unvermeidlich, die Verschiedenheiten zwischen Samen- und Eizelle ebenfalls auf ein verschiedenes specifisches Idioplasma zu beziehen, welches der Zelle ihren specifischen Stempel aufdrückt. Da nun aber beiderlei Keimzellen, weibliche und männliche, zugleich auch Keimplasma enthalten müssen, da ja dieses es ist, welches bei der Befruchtung sich im Furchungskern vereinigt, so schloss ich, dass in den Keimzellen von vornherein zwar Keimplasma als Kernsubstanz enthalten sei, dass aber ein Theil desselben, gewissermaassen als erste ontogenetische Entwicklungsvorstufe, sich als specifisches Sperma- oder Ei-Idioplasma abspalte, um die Keimzelle während ihres Wachstums und der Ausbildung ihrer specifischen histologischen Charaktere zu leiten. Die Bedeutung der Zelltheilungen, durch welche die Richtungskörper abgetrennt werden, suchte ich darin, dass durch sie das nach der Erlangung ihrer definitiven Gestalt überflüssig gewordene „spermogene“ oder „ovogene“ Idioplasma aus dem

Ei entfernt werde, während im Ei das inzwischen zu grösserer Masse herangewachsene Keimplasma allein zurückbliebe. Ich sah also in der Abschnürung der Richtungszellen die Entfernung des histogenen Keimzellen-Idioplasmata.

Noch während ich mit der Ausarbeitung dieses Erklärungsversuches beschäftigt war, fand ich selbst aber neue Thatsachen, welche mich zu einer Modification dieser Erklärung veranlassten und zu derjenigen Auffassung führten, welche — wie sich jetzt zeigt — die richtige ist, zu der Auffassung der Richtungskörper-Bildung als eines Reductionsprocesses der Vererbungssubstanz.

Diese Thatsache war die Entdeckung des Zahlengesetzes der Richtungskörper, d. h. der Erscheinung, dass bei allen befruchtungsbedürftigen thierischen Eiern zwei primäre Richtungskörper sich successive von der Eizelle abtrennen, bei den regulär parthenogenetischen aber nur eins. Nun könnte höchstens noch die erste Richtungszelle das ovogene Idioplasma enthalten, die zweite musste eine andere Bedeutung haben; denn wenn überhaupt der Gedanke von der Nothwendigkeit der Entfernung des specifischen Kernplasmas der Eizelle richtig war, so musste diese Substanz ebenso gut und vollständig aus dem parthenogenetischen, als aus dem befruchtungsbedürftigen Ei herausgeschafft werden. Die zweite Richtungstheilung musste in jedem Falle einen andern Sinn haben. Zuerst in dem Aufsatz über die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung (1885) habe ich sie als eine „Reduction der Vererbungssubstanz“ gedeutet, in dem Sinne nämlich, dass bei der Halbierung der Kernsubstanz für beide Tochterkerne eine Verminderung der Zahl der darin enthaltenen „Ahnentypen“ auf die Hälfte eintrete. Unter „Ahnentypen“ aber verstand ich die Einheiten des Keimplasmas verschiedener Vorfahren, welche meiner Ansicht nach in jedem heutigen Keimplasma enthalten sein müssen. Wenn das Keimplasma der lebenden Wesen vor Einführung der geschlechtlichen Fort-

pflanzung nur die Entwicklungstendenzen des einen Individuums enthalten konnte, so musste sich dies durch die geschlechtliche Fortpflanzung dergestalt ändern, dass nun bei jeder Befruchtung zwei individuell verschiedene Keimplasmen sich im Kern des Eies zusammenordneten; die Zahl dieser individuell verschiedenen Keimplasma-Arten musste aber nothwendig mit jeder weiteren Generation sich verdoppeln, und zwar so lange, bis die sich bei der Befruchtung vereinigenden Keimplasmen nicht mehr halbierbar waren, ohne ihre Fähigkeit, den ganzen Organismus aus sich hervorgehen zu lassen, aufzugeben, d. h. also, bis sie die Minimalgrenze ihrer Masse erreicht hatten. Von diesem Augenblick an konnte geschlechtliche Fortpflanzung nur dadurch ermöglicht werden, dass entweder die Kernsubstanz an Masse fort und fort um das Doppelte anwuchs, oder — da dies nicht möglich war — dadurch, dass vor jeder Befruchtung das Keimplasma jeder Keimzelle halbt wurde, nicht blos der Masse nach, sondern vor Allem der darin enthaltenen Individualitäts-Einheiten nach, eben jenen Ahnen-Keimplasmen, oder wie ich sie kurz nannte: Ahnenplasmen.

So deutete ich also nach Entdeckung des Zahlengesetzes der Richtungskörper die erste Richtungstheilung als Entfernung des ovogenen Idioplasmas aus dem Ei, die zweite aber als die Halbierung der Zahl der im Keimplasma enthaltenen Ahnenplasmen. Diese musste erfolgen, damit im befruchteten Ei sich die Zahl der Ahnenplasmen nicht verdoppele, und die nothwendige Consequenz dieser Ansicht war, dass auch die Samenzelle eine Herabsetzung ihrer Ahnenplasmen auf die Hälfte erfahre. Ich postulierte daher eine Reductionstheilung auch für die Samenzellen, und es unterlag für mich „keinem Zweifel“, dass auch bei ihnen „zu irgend einer Zeit und in irgend einer Weise“ dieser Vorgang stattfinden müsse, wenn es mir auch durchaus nicht nothwendig schien, dass er genau in denselben Formen ablaufe, wie bei den Eizellen. Ich bezeichnete¹⁾ es sogar im Voraus als „ganz wohl denkbar“,

¹⁾ Siehe: Schrift Nr. VI, p. 58 (1887).

dass diese Theilung hier insofern in anderer Weise vor sich gehe, wie beim Ei, als hier beide Tochterzellen gleich gross ausfallen und beide zu Samenzellen werden könnten, keine demnach die Gestalt eines verkümmern den Richtungskörpers annehme.

Die Reifung der Samenzellen.

Es ist mir nicht vergönnt gewesen, selbst die Thatsachen beizubringen, welche die Richtigkeit dieser Voraussage in Betreff der Samenzellen bestätigten; meine seit lange leidenden Augen, welche schon so manchmal meiner mikroskopischen Forschung Halt geboten haben, machten mir auch jetzt wieder die Fortsetzung dieser Arbeiten unmöglich. Dafür hat aber Oscar Hertwig vor Kurzem eine Darstellung der Entwicklung der Samenzellen von *Ascaris megalocephala* gegeben, welche in schönster Weise die Reductionstheilung beider männlichen Keimzellen nicht nur nachweist, sondern auch zeigt, dass sie grade in der Weise verläuft, wie ich es als möglich vorausgesehen hatte¹⁾.

Da durch diese neuen Thatsachen unsere Ideen über den Vorgang der Befruchtung nach mehreren Seiten hin den Abschluss erhalten, so mögen sie in kurzer Zusammenfassung hier mitgetheilt werden. Vielleicht gelingt es dann, auch in den Sinn und die Bedeutung jenes Reductionsprocesses noch etwas tiefer als bisher einzudringen.

Bekanntlich gilt *Ascaris megalocephala* seit Edouard van Beneden's klassischen Untersuchungen über die Befruchtungsvorgänge bei diesem Wurm als das günstigste Object für die Beobachtung der feinsten Vorgänge in den Kernen der Keimzellen; die Kernstäbchen sind hier nicht nur verhältnissmässig sehr gross, sondern auch sehr gering an Zahl. Boveri hat zuerst gezeigt, dass in Bezug auf diese Zahl zwei

¹⁾ Oscar Hertwig, „Ueber Ei- und Samenbildung bei Nematoden“. Arch. f. mikr. Anat. 1890.

Varietäten des Wurms existiren, von denen die eine zwei Kernstäbchen in den jungen Keimzellen enthält, die andere deren vier. O. Hertwig fand jetzt, dass sich dieser Unterschied — wie zu erwarten war — auch auf das männliche Geschlecht erstreckt, dessen jüngste Keimzellen in der einen Varietät ebenfalls nur zwei, in der andern vier Kernstäbchen aufweisen. Er bezeichnet die erste Varietät als Var. univalens, die zweite als Variatio bivalens. Da die Vorgänge der Samenbildung bei beiden sich nur durch die Zahl der Kernstäbchen unterscheiden, so werde ich der folgenden Darstellung nur die eine Varietät, die Var. bivalens, zu Grunde legen.

Die Ausbildung der Samenzellen lässt hier drei Stadien unterscheiden. Das erste derselben besteht aus den „Ursamenzellen“, den jüngsten Keimzellen, deren nächste Aufgabe es ist, sich durch fortgesetzte Zweitheilung zu vermehren. Die Theilung des Kerns geschieht durch Mitose nach dem gewöhnlichen Schema; die vier Kernstäbchen spalten sich der Länge nach und ihre Spaltheilften werden den beiden Tochterkernen zugewiesen. Erst nach längerer Dauer dieses Vermehrungsprocesses gehen diese Zellen in das zweite Stadium, das der „Samen-Mutterzellen“, über. Als solche vermehren sie sich zunächst nicht mehr, sondern wachsen nur bedeutend und ihr Kern nimmt die sogenannte Ruheform an, d. h. es bildet sich ein Kerngerüst, in welchem die Kernstäbchen sich „auflösen“. Erst wenn diese Zellen ihre definitive Grösse erreicht haben, beginnen die Vorbereitungen zu neuen Theilungen, und zwar nur zu zweien, die unmittelbar aufeinander folgen und die ganze Entwicklung abschliessen. Diese nun enthalten die von mir postulierte Reductionstheilung. Aus den im Kernnetz fein vertheilt enthaltenen Chromatinkörnchen bilden sich acht zuerst lange und wenig dichte Stäbchen oder Fäden, die sich dann zu kurzen, dicken Stäbchen verkürzen und durch die inzwischen aufgetretenen Polkörperchen oder Centrosomen derart gerichtet werden, dass vier von ihnen dem einen, die vier andern dem andern Pole zugewandt sind. Es erfolgt nun eine Theilung des Kerns und der Zelle, deren Resultat also

zwei Tochterzellen sind, von welchen jede wieder ebenso viele Stäbchen enthält als die Ursamenzellen, nämlich vier. Daran schliesst sich unmittelbar, und ohne dass der Kern vorher ein Ruhestadium durchläuft, nach demselben Schema eine zweite Theilung, durch welche die Zahl der Stäbchen abermals halbirt wird, so dass schliesslich jede Tochterzelle zweiter Ordnung deren zwei enthält.

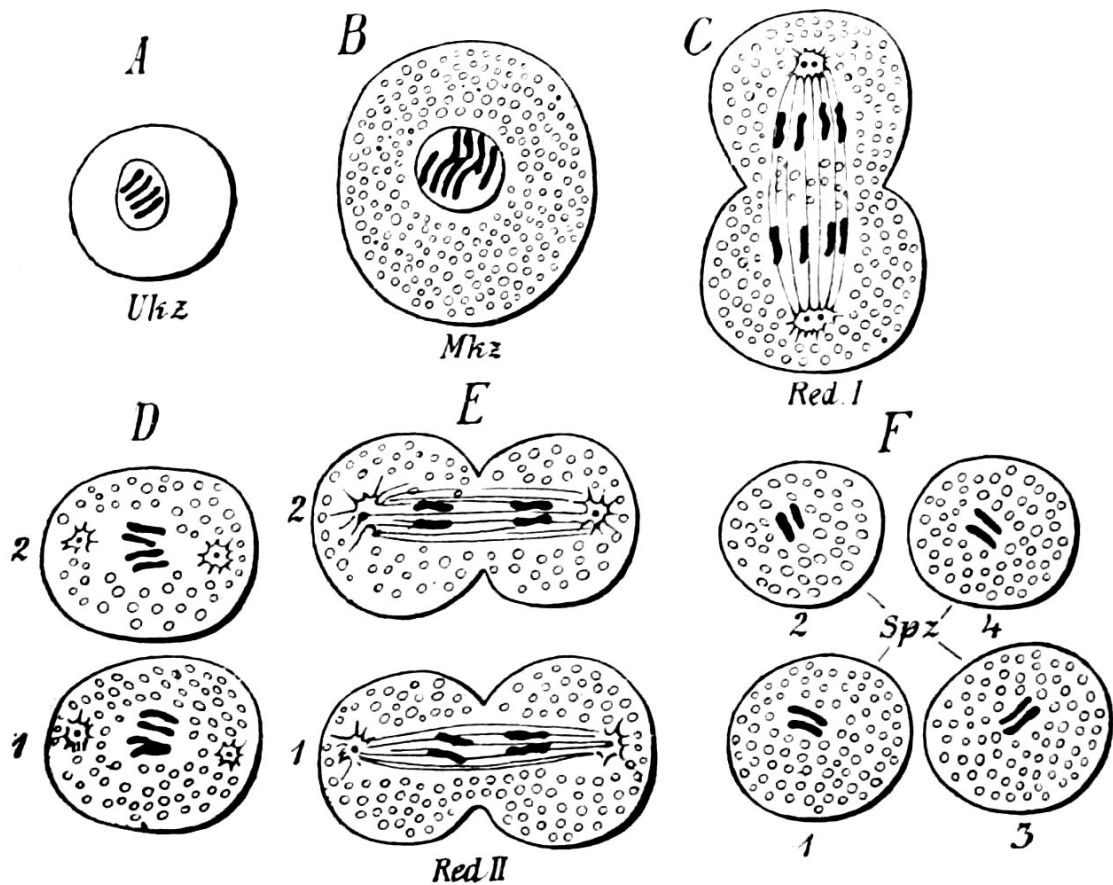


Fig. 1. Samenbildung von *Ascaris megalocephala* var. *bivalens*, frei nach O. Hertwig. *A* Ursamenzelle, *B* Muttersamenzelle, *C* erste Reductionstheilung, *D* die beiden Tochterzellen, *E* zweite Reductionstheilung, *F* die vier Enkelzellen-Samenzellen.

In Bezug auf die Kernstäbchen besteht also der ganze Vorgang darin, dass zuerst die ursprüngliche Zahl der Stäbchen von vier auf acht verdoppelt wird, um dann durch zwei aufeinander folgende Theilungen zunächst halbirt, dann geviertelt zu werden. Das Endresultat ist somit eine Halbierung der in den Ursamenzellen enthaltenen Stäbchenzahl.

Bekanntlich geschieht genau dasselbe durch die beiden Richtungstheilungen der Eizelle. Auch hier vermehrt sich zuerst die Stäbchenzahl auf das Doppelte, um dann durch zwei aufeinander folgende Theilungen auf die halbe Zahl herabgesetzt zu werden. Ueberhaupt weist die Eibildung in ihren Grundzügen genau denselben Entwicklungsgang auf wie

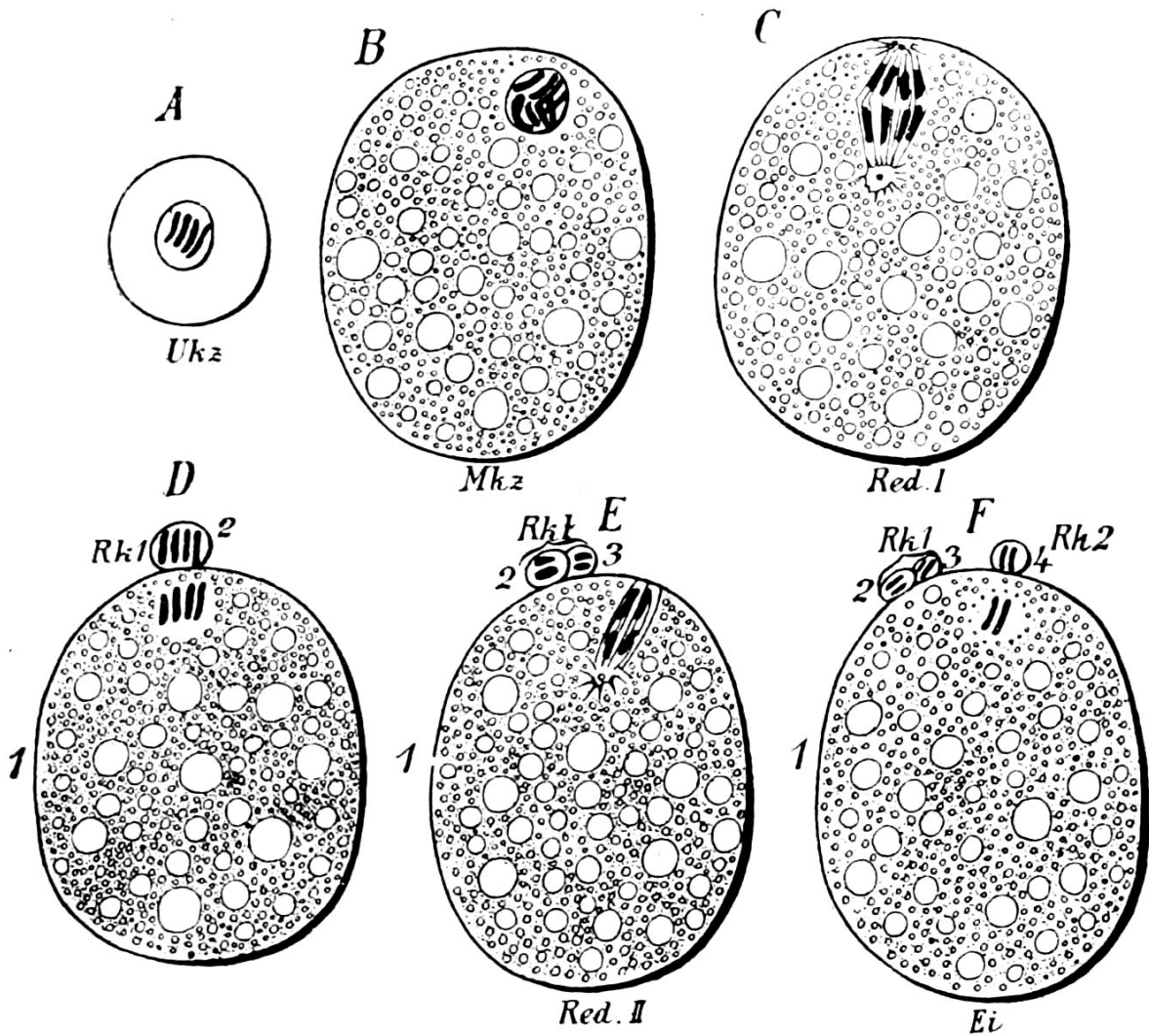


Fig. 2. Eibildung von *Ascaris megalocephala* var. *bivalens*.

die Samenzelle. Die von O. Hertwig für die Samenentwicklung nachgewiesenen zwei ersten Stadien finden sich auch bei der Eibildung wieder: das Stadium der Ureier entspricht den Ursamenzellen und das der „Eimutterzellen“ oder der zu voller Grösse herangewachsenen Eier unmittelbar vor den Reductionstheilungen entspricht den Samen-Mutterzellen. Ein Unterschied besteht nur darin, dass die Eier in diesem

zweiten Stadium meist schon ihre definitive Gestalt und Grösse erreichen, meist auch schon ihre Hüllen ausgebildet haben, und dass meist erst am abgelegten oder doch schon aus dem Ovarium ausgetretenen Ei jene beiden letzten Theilungen stattfinden, die zusammen als Reductionstheilung aufzufassen sind. Damit hängt es dann auch offenbar zusammen, wie ich früher schon geltend machte, dass die Zelltheilung hier eine so ungleiche ist und dass die Tochterzellen, welche aus ihr hervorgehen, nicht alle als Eier functioniren können, vielmehr nur die grösste von ihnen, diejenige, die allein das nöthige Nahrungsmaterial zum Aufbau des Embryo in sich enthält.

Im Uebrigen aber entspricht die Bildung der Richtungszellen durchaus den beiden Theilungen der Samenmutterzellen; es sind in beiden Fällen zwei successive Zelltheilungen, denn auch bei der Eibildung theilen sich beide Tochterzellen erster Generation noch einmal, nicht nur die grössere, die Eizelle, sondern auch die Richtungszelle. Bekanntlich theilt sich die erste der beiden primären Richtungszellen stets in zwei secundäre Richtungszellen, und man hat sich bisher immer vergeblich nach der Bedeutung dieses scheinbar zwecklosen Vorgangs gefragt. Jetzt sehen wir, dass er auf einer Fortführung der phylogenetischen Entwicklung, auf einer Beibehaltung der früher einmal herrschenden gleichen Reductionstheilung der Ureizelle in vier functionsfähige Eizellen beruht.

Aber noch in einem andern, offenbar entscheidenden Punkt entsprechen sich die Reductionstheilungen bei Eiern und Samenzellen, nämlich in der Art und Weise, wie die Kernstäbchen auf die Tochterkerne vertheilt werden. Der Process der Karyokinese verläuft hier anders als bei irgend einer andern Kerntheilung des Körpers, indem nämlich hier keine Längsspaltung, d. h. Verdopplung der Kernstäbchen, eintritt, durch welche jedes ursprüngliche Stäbchen der Aequatorialplatte beiden Tochterkernen zugeführt wird, sondern statt dessen die halbe Zahl der Stäbchen nach dem einen, die andere halbe Zahl derselben nach dem andern Pol der

Spindel geführt wird. Zwischen beiden Theilungen liegt auch kein Ruhestadium des Kerns, während dessen die Stäbchen sich wieder auf das Kerngerüst vertheilen, sondern unmittelbar nacheinander folgen sich die beiden Theilungen. Wenn die von mir geforderte Reductionstheilung überhaupt existirt, so muss sie hier liegen, denn soweit überhaupt ein Beweis durch Beobachtung für dieselbe geleistet werden kann, soweit liegt er hier vor. Die Zahl der Kernstäbchen wird auf die Hälfte herabgesetzt, die Masse der Kernsubstanz wird also jedenfalls halbiert. Wenn wir aber annehmen müssen, dass die Kernstäbchen eines Kerns nicht absolut gleich sind, sondern aus verschiedenem, von verschiedenen Vorfahren herührendem Keimplasma, d. h. aus Ahnenplasmen, bestehen, dann ist damit auch die Reduction der Ahnenplasmen zugestanden.

Nur in einem Punkt lassen uns die durch O. Hertwig beigebrachten neuen Thatsachen im Dunkeln. Wir sehen wohl, dass hier wie bei der Eizelle eine Reduction der Kernstäbchenzahl auf die Hälfte erfolgt, wir fragen aber vergeblich, warum hierzu zwei successive Theilungen erforderlich sind, während doch — so scheint es — eine einzige genügen müsste. Ich hatte daraus, dass bei parthenogenetischen Eiern nur ein Richtungskörperchen sich vom Ei ablöst statt der zwei, welche von allen befruchtungsbedürftigen Eiern sich abtrennen, den Schluss gezogen, dass die erste der beiden Theilungen eine andere Bedeutung haben müsste als die zweite; ich hielt die zweite Theilung allein für die Reductionstheilung, und dies war ein logisch vollkommen richtiger Schluss, so lange man noch nicht wusste, dass in der Eimutterzelle die doppelte Zahl von Stäbchen vorhanden ist, wie in der Ureizelle. Da es sich bei der geforderten Reductionstheilung nur um eine Halbierung des Kernmaterials handeln konnte, so musste eine Theilung dafür genügen. Wir wissen jetzt, dass zwei Theilungen dafür nothwendig sind, weil die Zahl der Stäbchen sich vor Beginn der Reductionstheilungen zuerst verdoppelt. Aber wozu dient diese Ver-

doppelung? das ist der dunkle Punkt, den auch die Spermatogenese von *Ascaris* nicht ohne Weiteres aufklärt. Meine frühere Deutung der ersten Richtungskörpertheilung als der Entfernung des „ovogenen“ Kernplasmas aus dem Ei muss fallen, darüber kann heute kein Zweifel mehr sein, aber wie erklären wir jetzt die Nothwendigkeit von zwei Theilungen besser? Warum muss das Kernmaterial erst auf das Doppelte gebracht werden, wenn es sich doch darum handelt, es auf die Hälfte herabzusetzen? Auch O. Hertwig stellt diese Frage, ohne aber jetzt schon eine Antwort darauf geben zu können. Er hofft, dass „durch ein genaueres Studium der Art und Weise, wie die chromatischen Elemente für die zwei einander folgenden Theilungen angelegt werden, vielleicht in Zukunft noch eine Vertiefung unserer Kenntnisse von dem Wesen des ganzen Verbreitungsprocesses herbeigeführt werden könne“. Ich hoffe das auch; in den Vorgängen, welche im ruhenden Kern der Ei- und Samenmutterzelle die Herstellung einer Doppelzahl von Chromatinstäbchen herbeiführen, liegt ohne Zweifel der Schlüssel zum Verständniss der Nothwendigkeit dieser Verdoppelung, die zunächst so überflüssig und räthselvoll aussieht.

Ob es nun gelingen wird, die dabei sich abspielenden Vorgänge durch die blosse Beobachtung klar zu legen, ich meine, ob die morphologischen Vorgänge sich so weit ins Kleinste hinein verfolgen lassen werden, dass man aus ihnen allein schon den Sinn des Processes erkennt, lässt sich nicht im Voraus sagen. Ohne die Führung leitender Gedanken, so möchte ich glauben, wird es kaum möglich sein, die Aufmerksamkeit des Beobachters dem Wesentlichen zuzuwenden, zumal hier wahrscheinlich Differenzen der Substanz mit im Spiele sind, die man überhaupt nicht sehen, die man aber vielleicht mit einiger Sicherheit erschliessen kann.

So möchte es vielleicht auch möglich sein, von der Basis der Hertwig'schen Beobachtungen aus noch etwas tiefer in die Bedeutung der merkwürdigen Vorgänge der Reductions-

theilung einzudringen, wenn man die Thatsachen vom Gesichtspunkt der Ahnenplasmen-Theorie aus ins Auge fasst.

Die zweimalige Halbirung der Kernsubstanz bei der Keimzellen-Bildung.

In Bezug auf das Ei könnte diese Frage auch so formulirt werden: Was bedeutet die erste Richtungstheilung, da ja doch die zweite allein zur Halbirung der Kernsubstanz genügen würde? In Bezug auf die Samen-Mutterzelle muss die Frage lauten: warum werden zwei Theilungen ausgeführt, da eine allein die Normalzahl der Kernschleifen auf die Hälfte herabsetzen würde. Die nächste Antwort auf beide Fragen liegt darin, dass die Kernstäbchenzahl zu Beginn des Reductionsprocesses sich verdoppelt, folglich geviertelt werden muss, wenn schliesslich eine Herabsetzung auf die Hälfte der Normalzahl eintreten soll. So werden wir zu der Frage geleitet, weshalb ist eine anfängliche Verdoppelung der Kernstäbchen erforderlich?

Wenn man die Spermatogenese allein ins Auge fasst, könnte man daran denken, es möchte sich hier einfach darum handeln, die Zahl der Samenzellen möglichst zu erhöhen, also auf das Vierfache zu bringen, statt nur auf das Doppelte; allein der Vergleich mit der Ei-Mutterzelle, von deren vier Nachkommen nur einer zur vollen Ausbildung kommt, macht jede weitere Erörterung dieses Gedankens überflüssig.

Meine Vermuthung ist in dem Folgenden enthalten. Ich gehe aus von der Vorstellung, welche mich zu dem Reductionsgedanken geleitet hat, d. h. von der Zusammensetzung des Keimplasmas, also der wirksamen Substanz der Kernstäbchen aus „Ahnenplasmen“. Wie ich seiner Zeit schon bei der ersten Darlegung dieser Idee entwickelte, gelangt man zu dieser Vorstellung unter gewissen Voraussetzungen mit Nothwendigkeit. Die erste Voraussetzung ist die, dass die Vererbungssubstanz der beiden Eltern bei ihrer Vereinigung bei der Befruchtung nicht zu einer Masse verschmilzt, sondern

eine gewisse Selbstständigkeit bewahrt. Dies stimmt insoweit mit den Thatsachen, als bei der Befruchtung väterliche und mütterliche Stäbchen zwar in nächste Nachbarschaft im selben Kerne zu liegen kommen, nicht aber wirklich zu einer einzigen Masse verschmelzen. Gesetzt nun, dies bliebe während der ganzen Ontogenese so, so würde man sich die Thätigkeit der Kernstäbchen nicht anders denken als so, dass in jeder Zelle väterliche und mütterliche Kernstäbchen in gleicher Zahl lägen und dass beide zusammen die Zelle beeinflussten. Wie das etwa geschehe, wissen wir heute noch nicht, und es kann auch hier ganz bei Seite bleiben, da wenigstens so viel feststeht, dass es geschieht. Es würde also dann sowohl das väterliche als das mütterliche Kernstäbchen der befruchteten Eizelle die Entwicklungstendenzen der Art voll und ganz enthalten, so also, dass jedes von ihnen, wenn es allein, d. h. bei Abwesenheit des andern, in genügender Menge vorhanden wäre, um das Ei zur Entwicklung zu bestimmen, es Alles in sich enthielte, was nöthig ist, um ein vollständiges Individuum der Art aus diesem Ei hervorgehen zu lassen. Ebenso würde es sich auf jedem folgenden Stadium der Embryogenese verhalten, nur mit dem Unterschied, dass nur die noch fehlenden, nicht aber die schon zurückgelegten Stadien potentia in den Embryonalzellen enthalten wären; aber auch dann noch enthielte jede Zelle ihre getrennten väterlichen und mütterlichen Kernstäbchen, von denen jede Stäbchenart für sich allein im Stande sein würde, alle folgenden Stadien hervorzurufen. So bliebe es auf dem ganzen Weg von der befruchteten Eizelle der ersten Generation bis zu den Keimzellen, männlichen oder weiblichen, des daraus hervorgehenden kindlichen Organismus. Es erfolgte also nicht eine Verschmelzung der beiderlei Kernsubstanzen zu einer Masse, derart, dass etwa die entsprechenden Anlagen beider Eltern sich zusammenlagerten, sondern die Vererbungssubstanz des Vaters bliebe für sich, wie diejenige der Mutter. Diese Substanzen nun sind also Einheiten, von denen jede sämtliche Anlagen enthält, welche zur Herstellung eines

Individuums erforderlich sind, jede aber mit individueller Färbung, also nicht völlig gleich. Solche Einheiten habe ich Ahnenplasmen genannt und stelle mir vor, dass bei den heute lebenden Organismen in dem Chromatin einer reifen Keimzelle deren mehrere, oder viele enthalten sind, dass also jedes elterliche Kernstäbchen eine gewisse Anzahl derselben bedeutet.

Ich habe oben schon kurz daran erinnert, wie ich die Anhäufung vieler solcher Ahnenplasmen in einer Kernmasse ableite und daraus wieder die Nothwendigkeit einer Reductionstheilung. Es ist vielleicht nicht überflüssig, noch einmal darauf zurückzukommen. Die beiden elterlichen Keimplasmen, welche sich beim phyletischen Beginn der geschlechtlichen Fortpflanzung zum ersten Mal zum Furchungskern des Kindes vereinigten, können nur je eine einzige Individualität potentia enthalten haben, sie müssen in gewissem Sinne also „völlig gleichartig“ gewesen sein. Das schliesst natürlich eine sehr complicirte Structur, eine Zusammensetzung aus einer Menge verschiedener „Anlagen“, oder doch verschiedenartiger Theilchen durchaus nicht aus; wohl aber bedingt es, dass jede solche „Anlage“ nur einmal und also auch nur in einer einzigen Varietät vorhanden war. Ich denke mir dieses primäre Keimplasma ganz so, wie ein einziges „Ahnenplasma“ der heutigen Arten, nur vielleicht relativ grösser, d. h. seine einzelnen „Anlagen“ noch nicht auf das heute nothwendige Minimum von Masse beschränkt.

In den Keimzellen des ersten geschlechtlich erzeugten Individuums aber ändert sich dies. Nun treten die Kernstäbchen der beiden Eltern zu einem Kern zusammen und bilden zusammen die Vererbungssubstanz des Kindes. Wenn nun, wie vorausgesetzt wurde, die väterliche und mütterliche Vererbungssubstanz nicht verschmilzt, sondern nur höchstens sich aneinanderlegt, so müssen in den Keimzellen dieser Kinder zwei der Species nach gleiche, dem Individuum nach aber verschiedene solche Substanzen neben einander enthalten sein. Soll nun die Masse der Kernsubstanz nicht vermehrt

werden, so muss die Masse jeder der beiden Arten von Kernsubstanz auf die Hälfte herabgesetzt werden. Stellen wir uns die Kernsubstanz einer solchen Keimzelle zu einem Faden verbunden vor, so wird die eine Hälfte desselben aus väterlichem, die andere aus mütterlichem Keimplasma bestehen.

Ich erinnere hier an die schematischen Bilder, durch welche ich in meiner früheren Abhandlung klar zu machen suchte, wie nun in jeder folgenden Generation die doppelte Zahl von „Ahnenplasmen“ verschiedener Art im Keimplasma zusammentreffen und wie die einzelnen in ihm zusammentreffenden Keimplasmen bei der Bildung der Keimzellen für die folgende Generation jedesmal auf die Hälfte an Masse verkleinert werden müssen, wenn nicht die Gesamtmasse des Keimplasmas jedesmal auf das Doppelte anwachsen soll. Zuletzt aber muss einmal eine Grenze dieser steten Verkleinerung der „Ahnenplasmen“ erreicht werden, und zwar dann, wenn die Substanzmenge, welche nöthig ist, damit alle „Anlagen“ des Individuums darin enthalten sein können, ihr Minimum erreicht hat. Offenbar kann diese Einheit nicht unendlich klein werden, sie muss vielmehr immer eine gewisse, wenn wohl auch sehr geringe Grösse beibehalten. Das geht schon aus dem höchst complicirten Bau hervor, den wir ihr ohne alle Frage zuschreiben müssen. Diese Einheit der heutigen Keimplasmen nun nannte ich ein „Ahnenplasma“. Man hat mich vielfach dahin missverstanden, als hätte ich damit die letzten biologischen Einheiten des Idioplasmas bezeichnen wollen. Nichts hat mir ferner gelegen; ich denke mir das einzelne Ahnenplasma vielmehr von sehr verwickeltem Bau, zusammengesetzt aus ungemein zahlreichen biologischen Einheiten, und habe dies nur deshalb ganz unberührt gelassen, weil es zur Entwicklung des Begriffes der Reductionstheilung entbehrlich schien. Wenn ich die Einheit des Ahnenplasmas untheilbar nannte, so war damit nicht die mechanische Untheilbarkeit gemeint, sondern jene Untheilbarkeit, welche darauf beruht, dass eine Einheit, wenn sie getheilt wird,

ihren ursprünglichen Charakter verliert. Wenn man einen Hund in zwei Hälften zerlegt, so ist keine der beiden Hälften mehr ein Hund, und ebenso ist — dem Begriffe nach — ein halbes Ahnenplasma kein Ahnenplasma mehr, d. h. nicht mehr eine zur Hervorrufung eines vollständigen Individuums befähigte Vererbungs-Einheit, oder wenn wir es mit Bezug auf seinen feinsten Bau ausdrücken wollen: eine Hälfte allein enthält nicht mehr alle Anlagen zum ganzen Individuum. Bei jeder neuen Befruchtung also müsste die doppelte Zahl dieser Einheiten zusammenkommen, wenn nicht vor ihrer Vereinigung eine Halbierung ihrer Zahl einträte. Die Nothwendigkeit einer solchen Halbierung ist es, welche durch den vorhergehenden Gedankengang klargelegt werden sollte.

Fussend auf ihn, postulierte ich für beiderlei Keimzellen eine der Befruchtung vorhergehende „Reductionstheilung“ des Kernmaterials, d. h. eine Theilung, die der gewöhnlichen Theilung entgegengesetzt sei, indem sie nicht wie diese sämtliche Ahnenplasmen auf beide Tochterkerne gleichmässig vertheile — „Aequationstheilung“ —, sondern die Zahl der Ahnenplasmen halbiere, dem einen Tochterkern diese Ahnenplasmen, dem andern jene zuführe. Für das Ei sah ich die verlangte Reductionstheilung in der zweiten Richtungstheilung, von der durch die vorzüglichen Untersuchungen van Beneden's und Carnoy's an *Ascaris megalocephala* damals schon bekannt war, dass durch sie zwei von den vier Kernstäbchen dem zweiten Richtungskörper zugeführt werden, während die zwei andern den Eikern bilden.

Der Gedanke der Reductionstheilung, wie ich ihn damals entwickelt habe, scheint bisher bei den deutschen Forschern wenig Beifall gefunden zu haben. Ausser Platner und Oscar Hertwig weiss ich nur noch Henking, der ihn angenommen hätte. Ersterer gebraucht den Ausdruck, ohne sich darüber zu erklären, ob er ihn in meinem Sinne gebraucht. Dies versteht sich aber nicht von selbst, da man ja auch die blosse Halbierung der Chromatin-Masse so bezeichnen

kann. Das, was wir sehen können, ist ja überhaupt nur die Massenreduction, und auch die Platner-Hertwig'schen Entdeckungen lehren uns direkt nicht mehr, als dass bei den beiden Theilungen der Mutterzelle die Zahl der Kernstäbchen und damit zugleich die Masse der Vererbungssubstanz auf die Hälfte herabgesetzt wird. O. Hertwig scheint meine eben entwickelte Deutung anzunehmen, wenigstens findet er, „ich hätte darin das Rechte getroffen, wenn ich den Vorgang, durch welchen der zweite Richtungskörper gebildet wird, als eine Reductionstheilung bezeichne, durch welche vom Keimplasma so viel entfernt werde, als nachher durch den Samenkern wieder eingeführt werde“. Auch seine eigne Definition von der Bedeutung des Vorgangs scheint mit der meinigen übereinzustimmen, wenn er sagt: „Es soll dadurch in einfachster Weise verhindert werden, dass durch die im Befruchtungsact erfolgende Verschmelzung zweier Kerne eine Summirung der chromatischen Substanz und der chromatischen Elemente auf das Doppelte des für die betreffende Thierart geltenden Normalmaasses herbeigeführt wird.“

Erwägt man aber weiter, dass O. Hertwig die Ahnenplasmen-Theorie verwirft und im Gegensatz zu ihr ein völliges Verschmelzen des mütterlichen und väterlichen Keimplasmas annimmt, so überzeugt man sich, dass für Hertwig der Reductionsvorgang in dem Sinne, wie ich ihn aufgestellt habe, nicht wohl existiren kann, und dass die einzige Reduction, welche von seinem Standpunkte aus denkbar ist, eine einfache Massen-Reduction ist. Offenbar ist dies nicht seine Meinung, denn er spricht ja auch von „chromatischen Elementen“, allein es fragt sich, welcherlei Elemente dies sein sollen, wenn Ahnenplasmen nicht existiren. Mir scheint, dass nur unter der Voraussetzung von Ahnenplasmen ein Reductionsvorgang Sinn hat, es sei denn, man spreche von blosser Massen-Reduction. Dass aber eine Massen-Reduction der Zweck dieser merkwürdigen, nirgends in der ganzen Entwicklungsgeschichte der Thiere sich wiederholenden Doppel-

theilung der Kernsubstanz sein sollte, ist wohl sehr unwahrscheinlich. Erst wird die Masse der Kernsubstanz aufs Doppelte gebracht, damit sie nachher durch zwei Theilungen auf die Hälfte herabgesetzt werde! Es wäre offenbar einfacher, wenn die vorherige Vermehrung der Masse unterbliebe, ja es lässt sich nicht einmal einsehen, warum nicht die Kernsubstanz der Ei- und Samen-Mutterzelle, anstatt auf das Vierfache der Masse heranzuwachsen, die für die fertige Ei- oder Samenzelle erforderlich ist, nicht von vornherein nur bis zum Einfachen anwächst. Man könnte etwa einwerfen, dass das Wachsthum der Ei- und Samenmutterzelle und ihre histologische Ausbildung eine solche Masse von Kernsubstanz erfordere. Wir wissen nun zwar wenig oder nichts über die Beziehungen zwischen der Masse der Kernsubstanz und der Masse des Zellkörpers, dass aber dieses Verhältniss in diesem Falle bestimmend wäre, muss schon deshalb bezweifelt werden, weil Ei- und Samenzelle meistens so ausserordentlich verschieden an Grösse sind, weil ferner vor Allem die Eizellen bei verschiedenen Arten sehr verschiedene Grössen erreichen u. s. w. Wissen wir doch durch Boveri, dass selbst bei ein und derselben Art zwei Varietäten der sonst ununterscheidbaren Keimzellen existiren, von denen die eine die doppelte Zahl von Kernstäbchen und, soweit man urtheilen kann, auch die doppelte Masse von Kernsubstanz enthält, wie die andere. Also bei der Reductionstheilung kann es sich nicht um eine blosse Massentheilung handeln.

Es bleiben also für O. Hertwig die „chromatischen Elemente“. Was sind nun aber diese Elemente? Sind es die kleinsten Lebenstheilchen, etwa die Pangene von de Vries? Bekanntlich hat dieser ausgezeichnete Botaniker in einer höchst anregenden und ideenreichen Schrift entwickelt, wie er sich die Kernsubstanz der befruchteten Eizelle aus zahllosen kleinsten Theilchen zusammengesetzt denkt, die er Pangene nennt. Er möchte damit an Darwin's Pangenesis erinnern, mit der seine eigene Theorie einige Aehnlichkeit hat. Diese Pangene nun sind nicht wie die „Keimchen“ Darwin's

Zellen-Erzeuger, sondern sie sind die Träger der verschiedenen Eigenschaften der Zellen. Nimmt man nun mit de Vries an, die Kernsubstanz der Keimzellen bestehe aus zahlreichen Arten solcher Pangene, so kann man dieselben sich entweder ganz ungeordnet, aber gleichmässig gemischt darin enthalten denken, oder aber in bestimmter Weise geordnet. Im ersteren Fall würde eine jede Theilung (Reduction) der Masse nichts Anderes bewirken, als eine Massenverringering, die Bestandtheile beider Hälften würden dieselben bleiben, die „chromatischen Elemente“ würden dadurch keineswegs auf die Hälfte herabgesetzt, sondern in jeder Hälfte würden alle Elemente enthalten sein. Wären aber diese Pangene in einer bestimmten Ordnung im Keimplasma enthalten, und bezeichnen wir einmal die Gruppen derselben mit Hertwig als Anlagen, ohne uns irgend näher darüber auszusprechen, wie diese Anlagen etwa zu denken sind, so muss eine Halbierung der Masse des Keimplasmas oder der Kernsubstanz zwei Hälften geben, von denen keine alle Anlagen enthält, die zum Aufbau des Individuums erforderlich sind, wohl aber viele Doppelanlagen. Denn Hertwig stellt sich vor, dass die „Anlagen“, welche im Keimplasma der mütterlichen und väterlichen Keimzelle nach seiner Anschauung enthalten sind (a. a. O. p. 110), sich mischen, wie dies auch de Vries angenommen hat. Er bezeichnet es „als nicht unwahrscheinlich“, dass bei der von ihm vorausgesetzten völligen Mischung und Durchdringung der elterlichen Kernsubstanzen „gleiche Anlagen sich enger aneinander schliessen werden, als entferntere, und dass sich aus gleichen, aber variirenden Anlagen väterlicher und mütterlicher Herkunft eine Mittelform durch gegenseitige Beeinflussung bildet“. Ich habe das Wort Mittelform gesperrt drucken lassen, weil mir grade darauf Alles anzukommen scheint, denn offenbar kann die Mittelform einer Anlage nun nur als eine, nicht mehr als zwei getrennte Anlagen angesehen werden. Es würde also nach Hertwig aus der Verschmelzung der beiden elterlichen Keimplasmen eine mittlere Form von Keimplasma hervor-

gehen, welches nicht mehr jede „Anlage“ doppelt, sondern nur noch einfach besässe. Dieses Keimplasma könnte wachsen, es könnte durch eine grössere oder kleinere Masse repräsentirt sein, aber es könnte unmöglich halbirt werden, ohne seinen Charakter als Keimplasma zu verlieren, es sei denn, dass es vorher auf's Doppelte angewachsen und dass alle seine Anlagen verdoppelt und symmetrisch zu beiden Seiten der Theilungsebene angeordnet wären, wie die Antimeren bei einem bilateralen Thier. Aber auch in dem letzten Falle würde eine Reductionstheilung, d. h. eine Beseitigung der halben Zahl entsprechender, aber individuell verschiedener chromatischer Elemente nicht möglich sein, weil beide Theilhälften genau dieselben Anlagen enthalten müssten! O. Hertwig täuscht sich, wenn er glaubt, eine Reductionstheilung nicht nur der Masse der Kernsubstanz, sondern auch der „chromatischen Elemente“ annehmen zu können. In seinem durch Verschmelzung der väterlichen und mütterlichen „Anlagen“ bestehenden Keimplasma gibt es gar keine verschiedenartigen Anlagen ein und desselben Theiles oder Organes, die elterlichen Verschiedenheiten haben sich ja nach seiner Annahme ausgeglichen und es ist jede „Anlage“ nur in einer Mittel-Varietät vorhanden. Woher sollte da die Nothwendigkeit oder auch nur die Möglichkeit einer Reduction kommen? Welche Einheiten sollen an Zahl reducirt werden?

Man sieht, wir kommen um die Annahme höherer Einheiten des Keimplasmas nicht herum, von denen die einzelnen den gesammten Anlagecomplex der Art enthält, mag man dieselben nun mit mir „Ahnenplasmen“ nennen, oder anderswie. Ich werde an einem andern Ort ausführen, dass diese Annahme aber keineswegs nur zum Verständniss der Reductionstheilung nothwendig ist, sondern dass sie auch von den Vererbungserscheinungen selbst gefordert wird. Hier wollte ich nur zeigen, dass der Begriff der Reductionstheilung die Vielfachheit äquivalenter, aber individuell gefärbter Einheiten im Keimplasma des befruchteten Eies voraussetzt und ohne diese Voraussetzung einen Sinn überhaupt nicht hat.

Wenn wir also heute mit noch grösserer Sicherheit als vor einigen Jahren die Doppeltheilung der Ei- und Samenzellen als einen Reduktionsvorgang auffassen dürfen, so liegt darin zugleich ein weiterer Beleg dafür, dass das Keimplasma aus „Ahnenplasmen“ zusammengesetzt ist, d. h. aus Vererbungseinheiten höherer Ordnung, von denen jede — falls sie allein die Eizelle beherrschen würde — die gesamte Ontogenese zu leiten, also ein vollständiges Individuum der Art herzustellen im Stande wäre.

Ehe ich nun zu zeigen suche, in welcher Weise man von dieser Grundanschauung aus neues Licht auf die in den letzten Jahren errungenen neuen Thatsachen werfen kann, möchte ich nur noch einige Worte über die Selbstständigkeit der mütterlichen und väterlichen Chromosomen sagen.

Nach meiner Ansicht ist das Kernstäbchen aus einer Reihe von Ahnenplasmen zusammengesetzt, welche unter sich in keinem tieferen Zusammenhange stehen, sondern sich nur äusserlich an einander reihen; sie bilden also keine „Individualitäten“ (Boveri), worunter man doch wohl etwas Ganzes im Sinne einer innern gesetzmässigen Beziehung der Theile zu einander verstehen muss, welches ihre mechanische Zerlegung in dem Ganzen gleichwerthige, lebens- und functionsfähige Stücke verbietet. Derartige „Individualitäten“ sind für mich nur die Ahnenplasmen oder, wie ich sie von jetzt an kürzer nennen möchte: die *Iden*.¹⁾ Diese könnten nicht getheilt werden, ohne ihrer Fähigkeit, den Aufbau eines Individuums zu leiten, verlustig zu gehen, während nach meiner Auffassung die Reihen von Ahnenplasmen, welche das Stäbchen oder den „*Idanten*“²⁾ zusammensetzen, sehr wohl

¹⁾ Die Ausdrücke: *Id* und *Idant* sollen an Nägeli's „Idioplasmata“ erinnern, dessen Theile sie sind. Es schien mir durchaus nöthig, kurze Ausdrücke an Stelle der schwerfälligen „Ahnenplasmen“ und „Chromosomen“, oder der oft so wenig zutreffenden „Kernstäbchen“, „Kernschleifen“ u. s. w. zu setzen.

²⁾ Siehe vorstehende Note.

an beliebiger Stelle getrennt und durch andre Reihen von Ahnenplasmen ergänzt werden könnten, ohne dadurch in ihrer Grundkraft, die Ontogenese der betreffenden Art zu leiten, etwas einzubüßen. Nur die Individualität der aus dieser Ontogenese hervorgehenden Bion würde dadurch mehr oder weniger stark verändert werden.

Für mich würde also an und für sich die Auflösung der Chromatinstäbe oder Idanten bei jedem „Ruhestadium“ des Kerns nichts Unannehmbares enthalten, wenn dabei nur die einzelnen Ide unaufgelöst blieben; allein gewisse, gleich zu erwähnende Vererbungsthatsachen sprechen dafür, dass die spezifische Vererbungssubstanz des einen oder andern der beiden Eltern in den Keimzellen des Kindes wieder enthalten sein kann, und dies setzt voraus, dass es wenigstens möglich, ja wohl auch die Regel ist, dass die Anordnung und Zusammensetzung der Idanten aus Iden von der elterlichen bis zur kindlichen Keimzelle sich gleich bleibt. Ich möchte also annehmen, dass mindestens auf dem Weg von Keimzelle zu Keimzelle die Ansicht von Beneden's und Boveri's im Allgemeinen die richtige wäre, welche annehmen, dass die „Chromosomen“ (Idanten) sich im ruhenden Kern nur scheinbar auflösen, dass sie in Wirklichkeit aber erhalten bleiben. Ich denke mir, dass sie sich nach Ablauf des Ruhestadiums in der Regel wieder aus denselben Iden und meistens auch mit derselben Reihenfolge der Ide wieder zusammensetzen, die sie schon bei der vorhergehenden Kerntheilung besessen hatten. Wir haben bisher schon so überraschend feine mechanische Einrichtungen in der Zelle kennen gelernt, dass es nicht für unmöglich gehalten werden darf, dass auch für die Aufrechthaltung der ursprünglichen Anordnung der Stäbchen-Elemente (d. h. der Ide) Vorsorge getroffen sein kann. Sollte hier eine direkte Entscheidung durch die Beobachtung auch in Zukunft nicht möglich sein, so wird man doch auf demselben Umwege zu einiger Sicherheit gelangen können, welchen in diesen feinsten biologischen Fragen überhaupt die letzte Entscheidung zu-

steht, auf dem Umwege der Prüfung an den Vererbungsthatsachen. Für jetzt scheint mir eine solche Thatsache allein schon für die Continuität der Idanten den Ausschlag zu geben, ich meine, die nicht seltene Beobachtung, dass das Kind vorwiegend, ja fast ausschliesslich dem einen der Eltern allein in hohem Grade gleicht. Würden die Elemente der Chromatinstäbchen, d. h. die Ahnenplasmen in jedem Ruhestadium des Kerns regellos durcheinander gemengt, um später dann in beliebiger Zusammenordnung auf die Idanten vertheilt zu werden, dann könnten kaum jemals die zerstreuten Ide sich wieder zu den ursprünglichen mütterlichen oder väterlichen Idanten zusammenfinden. Das individuelle Gepräge des Kernstäbchens (Idanten) kann aber nur auf seiner Zusammensetzung aus bestimmten Iden beruhen. Trotzdem werden wir uns diese Zusammensetzung nicht als etwas ein für allemal Unveränderliches denken dürfen. Der thatsächlich beobachtete stete Wechsel der Individualität im Laufe der Generationen, die Nimmer-Wiederkehr ein und desselben Individuums erfordern, so scheint mir, die Annahme, dass auch die Anordnung der Ide innerhalb des Idanten gelegentlich verändert werden kann, wenn auch nicht bei jeder Reconstruction desselben, sondern nur dann und wann im Laufe der Generationen.

Ich brauche indessen auf die Begründung einer solchen langsamen, gewissermaassen „säkularen“ Veränderung der Idanten hier nicht näher einzutreten und wende mich jetzt zu der oben gestellten Frage nach dem Sinn und der Bedeutung der durch O. Hertwig für *Ascaris* sicher gestellten Thatsache, dass die von mir für Ei- und Samenzelle geforderte Reduction der Idioplasma-Elemente (Ide) eine zweimalige Kern- und Zelltheilung nothwendig macht, oder, was dasselbe ist, zur Erklärung der Thatsache, dass die Idantenzahl erst auf das Doppelte gebracht wird, ehe sie auf die Hälfte herabgesetzt werden kann. Da alle bekannten befruchtungsbedürftigen Eier zwei primäre Richtungskörper besitzen, so werden wir schliessen dürfen, dass auch

die zweimalige Theilung der Samen-Mutterzellen von *Ascaris megalocephala* eine typische und allgemeine, keine untergeordnete und nebensächliche Bedeutung hat.

Wenn, wie oben gezeigt wurde, die Bedeutung der anfänglichen Vermehrung der Chromatinstäbchen auf das Doppelte nicht in dem Bedürfniss der wachsenden Ei- oder Samenzelle liegen kann, so muss sie anderswo gesucht werden. Sie liegt, so möchte ich annehmen, in dem Bestreben, eine möglichst vielgestaltige Mischung der vom Vater und von der Mutter herstammenden Vererbungseinheiten herbeizuführen.¹⁾

Wenn die geschlechtliche Fortpflanzung den ersten Zweck hat, die Vererbungstendenzen zweier Individuen zu combiniren, und zwar nicht nur vorübergehend, nämlich blos in dem einen, aus der einzelnen Befruchtung hervorgehenden Individuum, sondern dauernd, d. h. auch in den Keimzellen dieses Individuums und damit in allen folgenden Generationen, so muss die mechanische Möglichkeit gegeben sein, dass eine Combination väterlicher und mütterlicher Idanten bei einander bleiben kann in den reifen Keimzellen des Individuums. Diese ist nun offenbar dann gegeben, wenn die Reductionstheilung keinen Unterschied macht zwischen mütterlichen und väterlichen Kernstäbchen, sondern die Halbierung der Stäbchenzahl so ausführt, dass beliebige Combinationen derselben gebildet werden können, dass also von vier Stäbchen $a + b$ und $c + d$ sowohl die Gruppen $a + b$, d. h. die väterlichen Stäbchen, und $c + d$, d. h. die mütterlichen Stäbchen in je eine fertige Keimzelle zu liegen kommen, als auch Combinationen $a + c$ und $b + d$, oder $a + d$ und $b + c$, d. h. also Combinationen von je einem väterlichen und je einem mütterlichen Element.

Nun leuchtet es ein, dass auf diese Weise nur sehr wenige

¹⁾ Histologen werden vielleicht einwerfen, dass die Verdopplung der Idanten einfach auf einer Verschiebung ihrer gewöhnlichen Längsspaltung in die Zeit vor der Spindelbildung beruhe. Dies wird auch richtig sein, ist aber nur eine Erklärung für das Zustandekommen, nicht für die Bedeutung der Verdopplung.

Combinations verschiedener Art möglich sind; in dem eben angenommenen Fall von vier Kernstäbchen nur sechs. Wird nun aber vor der Halbierung der Stäbchenzahl jedes Stäbchen verdoppelt — wie es thatsächlich geschieht —, so ergibt sich daraus eine grössere Zahl möglicher Combinationen, nämlich deren zehn. Das heisst also, ein Individuum einer solchen Art kann zehn in Bezug auf die individuellen Vererbungstendenzen verschiedene Arten von Eiern oder Samenzellen hervorbringen. Bei der Befruchtung eines solchen Eies durch die Samenzelle eines andern Individuums würden dann zwei fremde Idanten hinzutreten. Jeder Elter producirt zehn verschiedene Arten von Keimzellen, es könnten also so viele individuell verschiedene Kinder aus der Verbindung eines Elternpaares hervorgehen, als Combinationen möglich sind zwischen den zehn Spermazellen-Arten des Vaters und den zehn Eizellen-Arten der Mutter, d. h. zehn Mal zehn = 100. Ich glaube also, dass die Längsspaltung der Idanten und die daraus resultirende Verdopplung ihrer Zahl die Bedeutung hat, dass dadurch die Zahl der möglichen Combinationen der Idanten erhöht wird.

Ob die Erhöhung, wie sie dadurch möglich wird, schon genügt, um gewisse Vererbungserscheinungen zu erklären, könnte bezweifelt werden. Es ist — so viel man weiss — noch niemals vorgekommen, dass von den successive geborenen Kindern eines menschlichen Elternpaares jemals zwei identisch gewesen wären in dem Sinne, in welchem wir von identischen Zwillingen reden. Genau das gleiche Keimplasma scheint also niemals bei verschiedenen Befruchtungen der gleichen Eltern gebildet zu werden; nur in dem ausnahmsweisen Falle, dass das befruchtete Ei zweien Kindern den Ursprung gibt, wenn also das Keimplasma der beiden Kinder aus derselben einen Eizelle und Samenzelle herrührt, entstehen identische Kinder. Nun können ja allerdings 100 verschiedene Keimplasma-Mischungen unter den angegebenen Bedingungen gebildet werden, und ein menschliches Elternpaar erzeugt kaum

jemals mehr als dreissig Kinder; allein wenn deren auch nur zehn wären, so könnte sich doch eine von den hundert möglichen Combinationen zwei Mal wiederholen. Es könnte also bezweifelt werden von diesem Gesichtspunkte aus, ob die Einrichtung der Verdoppelung der Idanten in den Keim-Mutterzellen mit nachfolgender doppelter Reductionstheilung genügt, um die Thatsache zu erklären, dass identische Kinder nur als Zwillinge aus einem Ei vorkommen.

Dem ist nun zunächst entgegenzuhalten, dass die oben gemachte Annahme von nur vier Idanten für den Menschen jedenfalls nicht zutrifft, und dass wir andererseits bei solchen Arten, die wie *Ascaris megalocephala bivalens* wirklich nur vier Idanten aufweisen, die Erscheinungen der Vererbung in Bezug auf die feinen individuellen Unterschiede nicht kennen. Es ist durchaus denkbar, dass viele befruchtete Eier eines Weibchens dieser Art wirklich genau dasselbe Keimplasma, d. h. genau dieselbe Combination von Iden enthalten — wir wissen darüber nichts. Leider kennen wir auch die typische Zahl der Idanten beim Menschen nicht; nur so viel lässt sich sagen, dass sie wahrscheinlich höher als vier ist. Nun muss aber die Zahl der möglichen Idanten-Combinationen mit der Zunahme der Idanten-Ziffer ungemein anwachsen. Schon gewisse Mollusken, wie *Carinaria* und *Phyllirhoe*, besitzen 32 Idanten, bei Crustaceen kommen noch erheblich höhere Zahlen vor. Bei acht Idanten erhält man ohne Verdopplung siebenzig Combinationen, mit Verdopplung 266; bei 12 Idanten ohne Verdopplung 924, mit 8074 Combinationen; bei 16 Idanten ohne Verdopplung 12,870, mit Verdopplung 258,570; bei 20 Idanten ohne Verdopplung 184,756 Combinationen, mit Verdopplung 8,533,660; bei 32 Idanten würde man mit Verdopplung etwa das 500fache an Combinationen erhalten wie ohne Verdopplung¹⁾.

Wenn man nun bedenkt, dass bei der Befruchtung von

¹⁾ Ich verdanke diese Zahlen der Güte meines mathematischen Freundes, Professor Lüröth in Freiburg.

beiden Seiten her die gleiche Zahl von Idanten zusammentrifft und dass jede der elterlichen Idanten-Gruppen nur eine der zahlreichen Combinationen darstellt, welche bei der betreffenden Art möglich sind, so ergibt sich, dass die Zahl der Keimplasma-Variationen, welche ein Elternpaar möglicherweise zu liefern im Stande ist, eine ganz ungeheure sein muss, denn sie wird durch Multiplication der mütterlichen mit der väterlichen Combinationen-Zahl erhalten. Für 12 Idanten beträgt sie also schon 8074×8074 . Obgleich nun auch bei einer noch so grossen Zahl von Combinationen die Möglichkeit nicht durchaus ausgeschlossen ist, dass dieselbe Combination sich zwei oder mehrere Male wiederhole und dass grade diese Keimzellen mit identischer Keimplasma-Mischung auch zur Entwicklung gelange, so ist doch die Wahrscheinlichkeit, dass dies geschehe, so ausserordentlich gering, dass sie praktisch gleich Null zu setzen sein wird, und dass wir uns nicht wundern dürfen, wenn noch niemals unter den successiven Kindern eines menschlichen Elternpaares identische beobachtet worden sind.

Mir scheint deshalb, dass die Verdopplung der Idanten vor der Reductionstheilung den Sinn hat, eine fast unendliche Zahl von verschiedenen Keimplasma-Mischungen zu ermöglichen und dadurch die individuellen Unterschiede in so vielen verschiedenen Combinationen der Naturzüchtung zur Verfügung zu stellen, als Individuen entstehen.

Man könnte vielleicht einwerfen, dass dies auch ohne Verdopplung der Stäbchen erreichbar gewesen wäre, dass zwar der Unterschied der Combinationen-Ziffer mit und ohne Verdopplung der Stäbchen ein sehr beträchtlicher sei, dass aber voraussichtlich auch die Ziffer, wie sie die einfachen Stäbchen ergeben, genügt hätte, da ja in Wirklichkeit nie so viele Nachkommen sich entwickeln, als Combinationen möglich sind. Acht Idanten ergeben ohne Verdopplung 70 Combinationen; diese multiplicirt mit den 70 Combinationen des andern Elters geben 4900 Combinationen von Keimplasma des befruchteten

Eies, also die Möglichkeit von ebenso vielen nicht-identischen Kindern eines Elternpaares. Man könnte meinen, dass dies für alle Fälle genügen müsste, denn wenn auch von vielen Thieren ausserordentlich viel mehr Keimzellen hervorgebracht werden, 100,000 ja über eine Million Eier — nicht zu gedenken der kleinen Samenfäden —, so kommt doch nur ein kleiner Procentsatz derselben zur Entwicklung, und von diesen wiederum gelangen nur die allerwenigsten zur Reife und zur Fortpflanzung. Es genügt also — so könnte man meinen —, wenn nur wenigstens ein paar tausend Combinationen von Keimplasma mehr vorkommen, als Individuen schliesslich zur Reife gelangen.

Dagegen lässt sich aber Vieles erwidern. Wenn wir auch nicht durch Rechnung feststellen können, wie viele Individuen verschiedener Charaktermischung Naturzüchtung nöthig hat, um die Artentwicklung zu leiten, so können wir doch kaum übersehen, dass eine möglichst grosse Auswahl allein es sichern kann, dass immer die bestmöglichen Anpassungen aller Theile und Organe zu Stande kommen. Grade darin, dass ein so gewaltiger Ueberschuss an Individuen von jeder Generation hervorgebracht wird, liegt ja allein die Möglichkeit so intensiver Selectionsvorgänge, wie sie fortwährend stattfinden müssen, wenn die Anpassungen aller Theile Erklärung finden sollen. Wenn aber von den Tausenden von Keimen, welche in früheren oder späteren Stadien im Kampfe ums Dasein unterliegen, immer je hundert die gleiche Mischung individueller Charaktere enthielten, dann würden diese hundert der Naturzüchtung gegenüber nicht mehr gelten, als ein einziges. Nur dadurch, dass ein jeder befruchtete Keim oder das daraus hervorgehende Individuum vom andern etwas verschieden ist in Bezug auf die Combination von Charakteren, wird eine so allseitige und so intensive Anpassung überhaupt erst möglich werden. Es kommt also in der That darauf an, dass so viele Keimplasma-Combinationen der Naturzüchtung dargeboten werden, als nur immer möglich.

Dabei ist auch zu berücksichtigen, dass die hohen Ziffern für die Zahl der möglichen Combinationen, wie sie die mathematische Berechnung liefert, in Wirklichkeit bei Weitem nicht erreicht werden dürften. Denn erstens mussten wir für die Berechnung eine völlig schrankenlose Combinationsfähigkeit der Stäbchen annehmen; diese ist aber weder erwiesen, noch

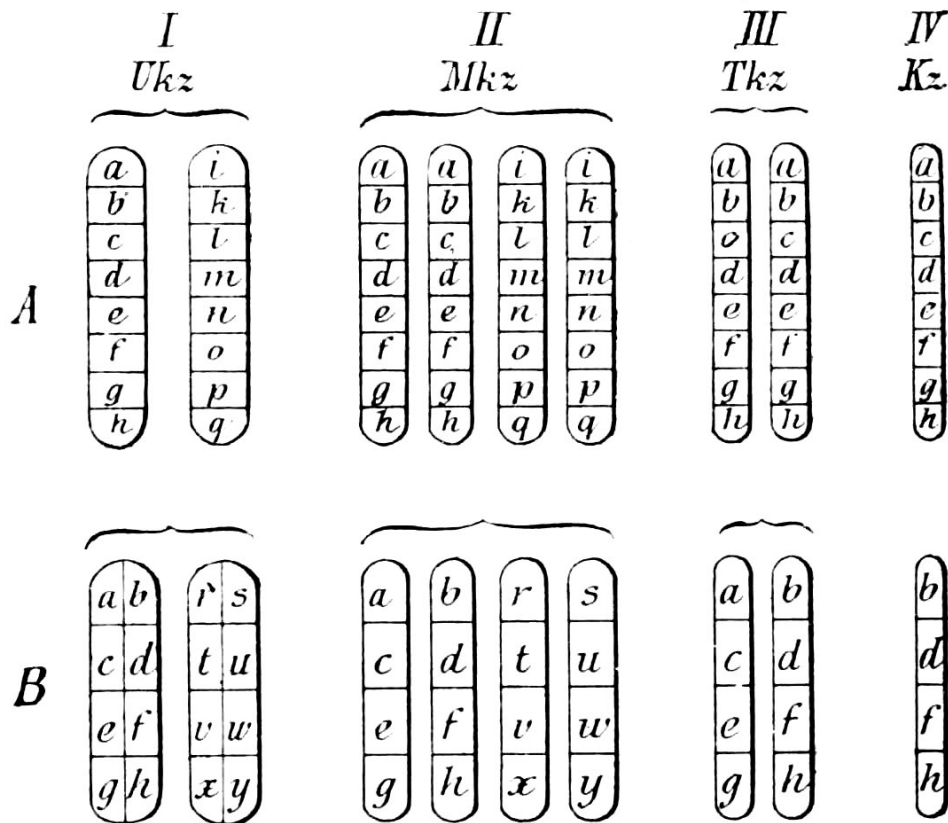


Fig. 3. Schema des Verhaltens der Idanten in den verschiedenen Stadien der Keimzellen-Entwicklung bei *Ascaris univalens*. Die Reihe A zeigt das wirkliche Verhalten derselben, bei welchem das Endresultat Halbierung der Id-Ziffer von I ist; die Reihe B zeigt, dass bei Annahme einer zweireihigen Anordnung der Ide in den Idanten von I Viertelung der Ide das Endresultat sein müsste. Jede Gruppe der Figur zeigt die Idanten einer Zelle des betreffenden Stadiums.

wahrscheinlich. Vielmehr wird man vermuthen dürfen, dass gewisse Combinationen leichter eintreten und deshalb häufiger vorkommen werden, als andere. Dann aber ist nicht zu vergessen, dass in dem Keimplasma identische Ahnenplasmen (Ide) und ganze identische Idanten vorkommen werden. Nicht in jedem, vielleicht in keinem Individuum einer Art

werden lauter differente Ide enthalten sein, denn in zahlreichen Fällen werden die beiden Eltern eines Individuums in irgend einem Grade blutsverwandt sein, folglich die gleichen oder doch ähnlich zusammengesetzte Idanten enthalten. Obgleich wir durch directe Beobachtung nichts über diesen Punkt erfahren können, so lässt es sich doch beweisen, dass unter den Idanten eines Kernes identische vorkommen können. Grade die Thatsache der Verdopplung der Stäbchen vor den Reductionstheilungen beweist dies schon, was sich übrigens auch aus andern Verhältnissen mit gleicher Sicherheit erschliessen lässt. Die beiden Idanten, welche durch Längsspaltung in den Keim-Mutterzellen aus einem entstehen, müssen aus derselben Ahnenplasmen-Combination bestehen. Wäre es nicht so, und enthielte jedes der beiden Tochterstäbchen andere Ide, so würde durch diese Längsspaltung nothwendig schon die Zahl der Ide des einzelnen Idanten auf die Hälfte vermindert werden. Dies kann aber nicht sein, weil sonst die beiden nun folgenden Reductionstheilungen die Gesamtzahl der Ide in jeder Keimzelle auf ein Viertel herabsetzen würden. Bei *Ascaris univalens* sind zwei Idanten die Norm; sie werden durch Längsspaltung auf vier vermehrt, und in jede fertige Samen- oder Eizelle, die aus den zwei nachfolgenden Reductionstheilungen hervorgeht, kommt einer von diesen vier Idanten zu liegen. Folglich muss dieser die Hälfte sämmtlicher in den zwei Idanten der Ur-Keimzellen enthaltenen Ide in sich enthalten, also ebenso viele als der Mutter-Idant enthielt, aus dem er durch Längsspaltung hervorging. Auf vorstehender schematischen Figur bedeuten die kleinen Buchstaben *a, b, c* u. s. w. die Ide, welche die Idanten zusammensetzen. Die Ziffern *I—IV* stellen die vier Stadien der Urkeimzelle, der Mutterzelle erster und zweiter Ordnung und der Keimzelle vor, vertreten durch ihre Idanten. Die Reihe *A* zeigt die acht Ide, welche jeden der beiden Idanten einer Urkeimzelle bilden mögen, in einreihiger Anordnung, die Reihe *B* in zweireihiger. In Reihe *A* entstehen durch Spaltung der Idanten von Stadium *I* die vier Idanten 1,

1 und 2, 2 des Stadiums *II*, d. h. je zwei identische Idanten, in Reihe *B* entstehen durch Spaltung von 1 und 2 des Stadiums *I* vier differente Idanten 1, 2, 3, 4 des Stadiums *II*, von denen jeder nur vier Ide enthält. In Folge dessen vermindern die beiden nun folgenden Reductionstheilungen die Gesamtzahl der Ide einer Zelle zuerst von 16 auf 8, und dann von 8 auf 4, d. h. auf ein Viertel der Normalzahl der Ide, während in Reihe *A* die von der Theorie geforderte Halbirung der Ide-Zahl von 16 (Stadium *I*) auf 8 (Stadium *IV*) auch wirklich eintritt.

Es darf also als sicher betrachtet werden, dass dieselben Ahnenplasmen mehrfach in dem Keimplasma einer Keimzelle enthalten sein, ja dass ganze identische Stäbchen nebeneinander vorkommen können. Auch durch die Befruchtung werden, wie schon erwähnt, nicht selten identische Stäbchen von beiden elterlichen Seiten her zusammentreffen müssen, und zwar um so häufiger, je mehr Inzucht im weitesten Sinne stattgefunden hat, d. h. je begrenzter die Zahl der auf einem bestimmten Wohngebiet vorhandenen und sich kreuzenden Individuen war, und je geringer die Zahl der Gründer der betreffenden Art. Wenn wir diese Verhältnisse berücksichtigen, so werden wir begreifen, warum die Natur eine scheinbar weit über das Bedürfniss hinausgehende Menge von Keimplasma-Veränderungen bei den Keimzellen ein und desselben Individuums vorgesehen hat. Es ist ähnlich wie mit der scheinbaren Verschwendung, welche sie treibt, wenn sie beim Spulwurm oder beim Stör Millionen von Keimzellen von jedem Individuum der Art hervorbringen lässt. Wir wissen heute, dass sie es thun muss, weil nur dadurch gesichert werden konnte, dass durchschnittlich wenigstens einer oder zwei dieser Keime zu voller Entfaltung gelangen und so den Bestand der Art enthalten.

Andere Typen der Keimzellen-Reifung.

Ich muss hier nachholen, dass schon vor O. Hertwig durch Platner ganz ähnliche Angaben über die zweimalige Reductionstheilung der Samen-Mutterzellen der Schmetterlinge und Schnecken gemacht, die anfängliche Verdopplung der Idanten (Chromosomen) und ihre endliche Herabsetzung auf die Hälfte beobachtet worden war, und dass auch die Untersuchungen Flemming's über die Samenbildung von Salamandra eine anfängliche Vermehrung der Kernfäden auf das Doppelte der Normalzahl nachweisen, überhaupt Verhältnisse erkennen lassen, welche, wie auch Hertwig hervorhebt, sich wohl in das Schema der Reductionstheilungen von Ascaris einfügen lassen. Platner hat auch bereits die Homologie zwischen Samen- und Eibildung, zwischen den beiden Theilungen der Samen-Mutterzellen und den beiden „Richtungstheilungen“ des Eies erkannt. Da also bei einem Wurm, bei Insekten und bei einem Wirbelthier dieselben Homologien zwischen Samen- und Eibildung sich gezeigt hatten, und da ausserdem eine zweimalige Richtungstheilung bei allen Metazoen durch das Auftreten zweier primärer Richtungskörper sicher gestellt war, so durfte man wohl erwarten, dass hier ein Vorgang von allgemeiner Bedeutung vorliege, der sich bei der Bildung der Geschlechtszellen mindestens doch aller Metazoen im Wesentlichen in derselben Weise wiederfinde.

Um so überraschender musste es erscheinen, als Henking bei der Ei- und Samenbildung eines Insektes, *Pyrrhocoris apterus*, beide Vorgänge nach einem wesentlich andern Schema vor sich gehend darstellte. Die Beobachtungen dieses Forschers sind offenbar genau und zuverlässig, und wenn auch ihre Auslegung, wie sie der Verfasser gibt, zuträfe, so wäre es unmöglich, den Reifungs-Vorgängen bei diesem Insekt und den übrigen bisher studirten Thieren denselben Sinn unterzulegen. Ich glaube aber, dass Henking's Deutung des Beobachteten in einem Punkte irrt, und dass die scheinbar so tiefen Verschiedenheiten in den Vorgängen sich ausgleichen

lassen, ja dass grade sie geeignet sind, das Wesentliche des Processes klarer hervortreten zu lassen.

Der Unterschied zwischen der Samenbildung von *Pyrrhocoris* und der von *Ascaris* beruht darauf, dass bei *Pyrrhocoris*

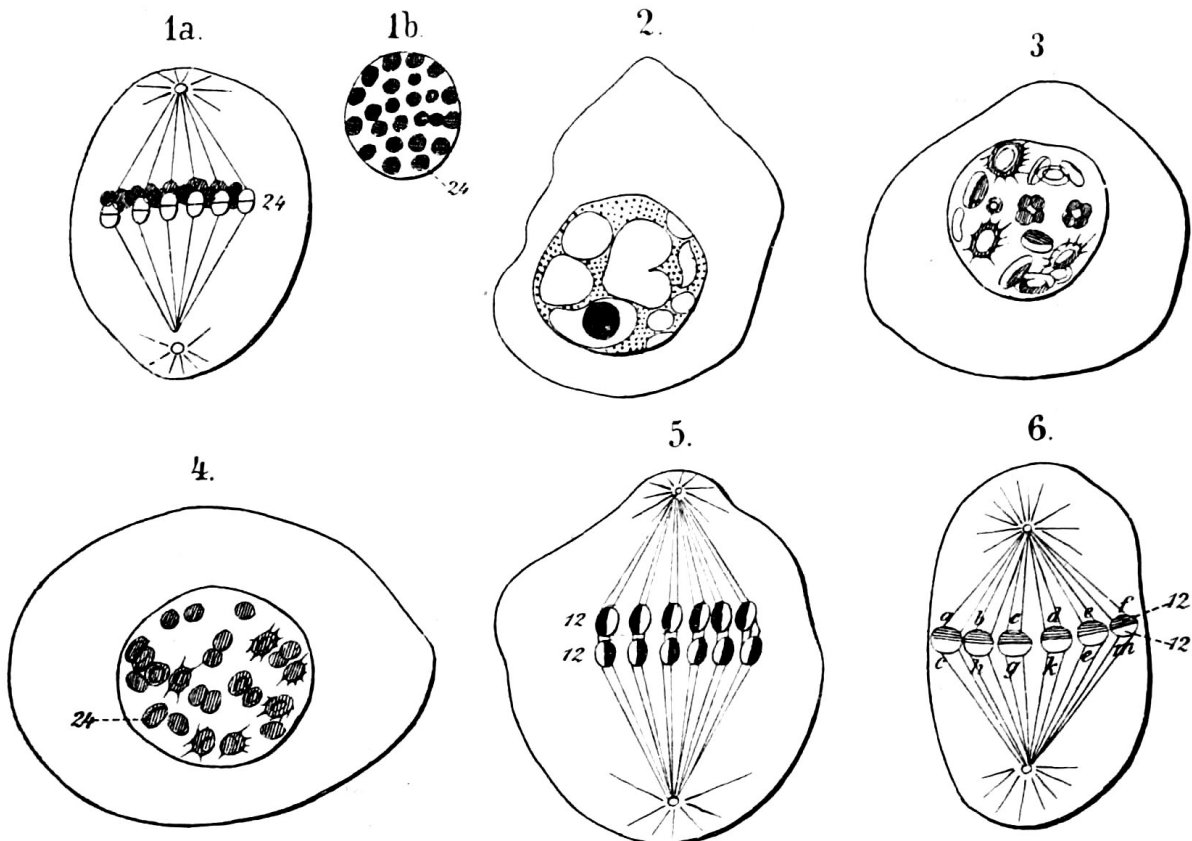


Fig. 4. Samenbildung von *Pyrrhocoris*, frei nach Henking. 1. Ursamenzelle mit Theilungsspindel, a. Seitenansicht, b. Polansicht der Aequatorialplatte. 2. Samenmutterzelle. 3. Samenmutterzelle in Vorbereitung zu den Reductionstheilungen. 4. Eben solche nach Theilung der Chromatinringe in 24 Doppel-Idanten. 5. Erste Reductionstheilung. 6. Zweite Reductionstheilung.

vor der ersten Theilung der Samenmutterzellen keine Verdopplung der Idanten statthat; dennoch erfolgt diese erste Theilung in ähnlicher Weise wie bei *Ascaris*, d. h. so, dass durch sie die vorhandene Zahl von Idanten, hier 24, halbt wird, indem 12 in den einen und 12 in den andern Tochter-

kern übergehen. Jede der beiden Tochterzellen vollzieht dann die zweite Theilung scheinbar in der gewöhnlichen Weise, indem jede der 12 Idanten sich längs spaltet, und sodann je eine Hälfte in jeden Enkelkern übergeführt wird. Diese Enkelzellen sind dann auch hier die Samenzellen, und das Endresultat des Vorgangs ist somit das gleiche wie überall: die reife Geschlechtszelle enthält nur die halbe Zahl der bei der betreffenden Art vorkommenden Normalziffer von Idanten.

Henking deutet nun die von ihm in ähnlicher Weise auch bei der Eibildung beobachteten Vorgänge folgendermaassen: die erste Theilung der Mutterzellen ist die von mir postulierte Reductionstheilung, denn sie allein setzt bereits die Normalzahl der Idanten auf die Hälfte herab; die zweite Theilung ist das, was ich „Aequationstheilung“ genannt habe, d. h. eine Kerntheilung, bei welcher sämtliche Iden in beide Tochterkerne übergehen, indem die Spaltung des Idanten auf einer Verdopplung jeden Ids durch Theilung beruht.

Wenn sich dies so verhielte, dann würde die oben gegebene Erklärung der Verdopplung der Idanten in den Mutterzellen von *Ascaris* hinfällig werden, und ich bezweifle, dass eine andere Erklärung von irgend welcher Wahrscheinlichkeit dafür gegeben werden könnte. Henking sucht den Widerspruch der beiderseitigen Beobachtungen dadurch zu versöhnen, dass er die Verdopplung der Stäbchen bei *Ascaris* überhaupt bezweifelt. Ich habe mich indessen an den Präparaten eines meiner Schüler, Herrn Arnold Spuler's, überzeugt, dass diese Verdopplung nicht in Abrede gestellt werden kann. Dazu kommt noch, dass doch grade sie erst uns das Verständnis eröffnet für die zweimalige Theilung der Mutterzellen. Weshalb denn überall diese zweimalige Theilung, deren wir doch eben wegen der überall nachgewiesenen Zweizahl der Richtungskörper des Eies vollkommen sicher sind? Wenn man blos die Spermatogenese in's Auge fasst, könnte man vielleicht geneigt sein, sich mit der Antwort zufrieden zu geben, dass eben die Zahl der Samenzellen vierfach so gross sein soll, als die der Mutterzellen. Allein

— wie oben schon angedeutet wurde — eine blosse Vermehrung der Samenzellen hätte ebensowohl und in jeglichem Grade durch weitere Theilungen der Ursamenzellen erreicht werden können, und wenn wir bedenken, dass auch die Eimutterzelle diese zweimalige Theilung durchmacht, bei welchen drei der Tochterzellen als Richtungskörper einfach zu Grunde gehen, so leuchtet ein, dass eine tiefere Nothwendigkeit hier obwaltet. Sollte Jemand aber daran zweifeln, und etwa mit *Lameere* und *Boveri* immer noch meinen, die Richtungskörperbildung sei eine blosse phyletische Reminiscenz, so sei er daran erinnert, dass rudimentäre Organe und Vorgänge immer variiren und dass es gradezu undenkbar wäre, dass bei allen Metazoen mit geschlechtlicher Fortpflanzung diese beiden obsoleten Kerntheilungen sich erhalten haben sollten, um sofort auf eine herabzusinken, sobald regelmässige Parthenogenese eintritt.

Die zweimalige Theilung muss also einen Sinn haben, und zwar denselben bei der Samen- und der Eibildung.

Ich glaube nun, dass diese Bedeutung die oben skizzirte ist, und dass sich die *Henking*'schen Beobachtungen ohne Schwierigkeit dem bei den übrigen Arten beobachteten Schema der Geschlechtszellen-Bildung einreihen lassen. *Henking* nennt die erste Theilung der Mutterzellen eine Reductionstheilung, die zweite eine Aequationstheilung und glaubt dabei diese Ausdrücke in meinem Sinne zu gebrauchen. Das ist aber doch nicht ganz der Fall. Unter Reductionstheilung verstehe ich eine jede Kerntheilung, durch welche die Zahl der Ide, welche im ruhenden Kern vorhanden war, für die Tochterkerne auf die Hälfte herabgesetzt wird; unter Aequationstheilung eine solche, durch welche jedem Tochterkern die volle Id-Ziffer des ruhenden Kerns der Mutterzelle zugeführt wird. Im letzteren Fall wird zugleich jeder Tochterkern dieselben Ide erhalten, im ersteren würde dies nur in dem Falle eintreten müssen, wenn der Mutterkern lauter identische Ide enthielt. Ich habe niemals behauptet, dass diese beiden entgegengesetzten Theilungsarten auch äusserlich stets erkenn-

bar und unterscheidbar sein müssten: auch habe ich die „Chromosomen“ der Autoren nicht als meine „Ahnenplasmen“ bezeichnet. Nur unter dieser Voraussetzung aber würde eine Reducirung der Id-Ziffer auf die Hälfte — d. h. eine Reductionstheilung in meinem Sinne — stets als eine Verminderung der Chromosomen auftreten müssen. Die Schemata für Reductions- und Aequationstheilung, wie ich sie 1887 aufstellte, sind allerdings in dieser Weise gedacht, dass erstere zugleich eine Halbierung der Idantenzahl mit sich führt, letztere nicht, allein ich fügte ausdrücklich hinzu, dass „damit keineswegs gesagt sein solle, dass eine Reductionstheilung nicht auch in anderer Form denkbar sei“. Wohl erschien es mir damals als eine Kerntheilung, welche mit Längsspaltung der zur Aequatorialplatte der Spindel geordneten Idanten verbunden ist, kaum anders denn als Aequationstheilung aufgefasst werden könne, allein auch dazu fügte ich ein „soweit ich sehe“ beschränkend hinzu. Nur wenn man eine lineare und einreihige Anordnung der Ide im Idanten annimmt, bedingt die Längsspaltung des Stäbchens eine Aequationstheilung; ob diese Anordnung aber überall vorhanden ist, kann fraglich erscheinen, und ich möchte sie für die zweite Theilung der Mutterzellen von *Pyrrhocoris* nicht annehmen, vielmehr glauben, dass die Ide hier zweireihig nebeneinander stehen und dass der Idant eigentlich ein Doppel-Idant ist. Dann würde diese Theilung eine neue Art von Reductionstheilung sein. Fig. 5 soll einen solchen Doppel-Idanten, wie ich sie in der zweiten Reductionsspindel annehmen möchte, darstellen. Die Buchstaben *a b c . . . m* bedeuten die Ide, die Linie *x . . . x* die Spaltungsebene. Man sieht, dass bei einer solchen Zusammensetzung die Spaltung des Idanten eine Verminderung der Id-Ziffer auf die Hälfte für jeden Tochterkern bedeuten muss.

Für die Richtigkeit dieser Annahme spricht nicht nur die Unmöglichkeit, die allgemeine Existenz einer zweiten Theilung zu begreifen, wenn es sich nicht dabei um eine wesentliche Veränderung der Kernsubstanz handelte, sondern auch

die Bilder, welche Henking von dem Vorgang gibt, wie sich sogleich zeigen wird.

Die Aequatorialplatte der ersten Richtungsspindel setzt sich aus zwei Mal zwölf in zwei Kränzen angeordneten Idanten zusammen (Fig. 4, 5); zwölf gehen nach dem einen, zwölf nach dem andern Pol; das ist die erste Reduction (Fig. 5). Nun ist aber deutlich zu sehen, dass jede dieser Idanten von Anfang an doppelt ist, dass er aus zwei Hälften besteht, die in der ersten Reductionsspindel (Fig. 4, 5) neben einander liegen. In der zweiten (Fig. 4, 6) drehen sie sich und liegen dann über einander, und zwischen ihnen erfolgt die Spaltung in die für je einen Tochterkern bestimmten

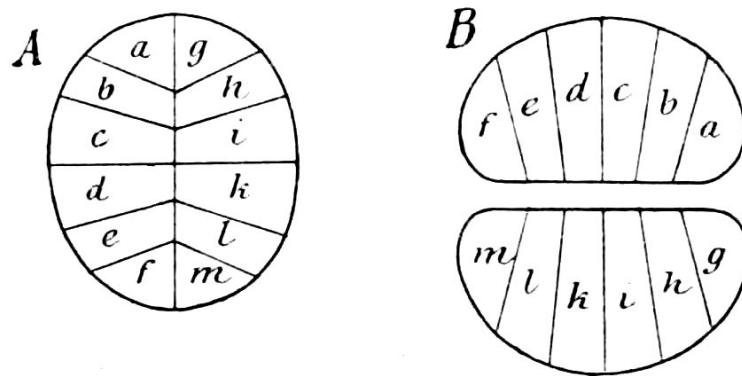


Fig. 5. *A* Einer der Doppel-Idanten aus der Aequatorialplatte der ersten Reductionsspindel. *B* Ein solcher, nach seiner Spaltung in der Aequatorialplatte der zweiten Reductionsspindel. Vergleiche: Fig. 4, 5 und 6.

Hälften. Wenn nun diese beiden so früh schon vorgebildeten Hälften die gleichen Ide enthielten, dann hätten wir freilich hier eine Aequationstheilung, allein es scheint mir nichts für diese Annahme, Manchet aber für die entgegengesetzte zu sprechen.

Fragen wir nach dem Ursprung jeder Doppel-Idanten der ersten Reductions-Aequatorialplatte, so differenzieren sich aus dem ruhenden Kern der Mutterzelle (Fig. 4, 2) gefärbte Stränge und Kugeln von Chromatin, die sich zu der sehr auffallenden Figur von Kränzen verbinden (Fig. 4, 3). Es scheinen zwölf solcher Kränze gebildet zu werden, wenn sie auch nie alle gleichzeitig zu sehen sind, sondern stets einer

oder der andere noch nicht fertig ausgebildet oder schon wieder zerlegt ist. Denn jeder derselben theilt sich in zwei gleiche Hälften, die sich dann kugelig zusammenziehen und die 24 kugeligen Idanten der Aequatorialplatte der ersten Reductionsspindel liefern (Fig. 4, 4 und 5). Wir haben

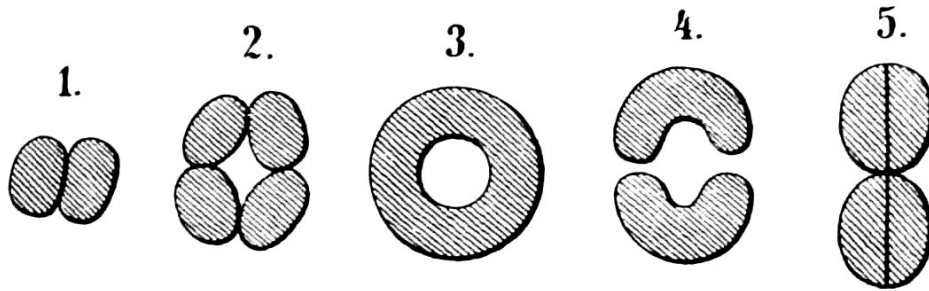


Fig. 6. Bildung der Doppel-Idanten bei *Pyrrhocoris*.

nun wohl alle Ursache, einen Vorgang von so bestimmtem Charakter nicht für bedeutungslos zu halten. Direct von der Beobachtung ablesen können wir freilich die Bedeutung dieser Kranzbildung nicht; wenn wir aber mit der leitenden Idee der Zusammensetzung des Idioplasmas aus Iden an die Frage herantreten, so lässt sich dem Vorgang ein Sinn recht wohl unterlegen.

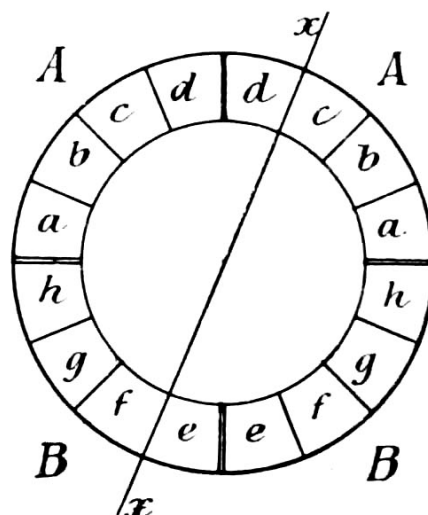
Während des Ruhestadiums sind die Ide im Kern zerstreut, sie sammeln sich nachher wieder — wie ich annehme — nahezu in derselben Ordnung, die sie vorher hatten, zu Idanten, wachsen aber dabei heran und verdoppeln sich, ohne sich aber schon von einander zu trennen (Fig. 6, 1). Je zwei dieser Doppel-Idanten verbinden sich nun mit einander zum Kranz (Fig. 6, 2 und 3), und dieser theilt sich später an irgend einer Stelle in zwei gleiche Hälften (4), so dass aus jedem Kranze wieder zwei neue Doppel-Idanten hervorgehen (5), die nun aber von dem ursprünglich den Kranz bildenden verschieden sein können. Denn wie Fig. 7 zeigt, können dann je nach der Lage der Theilungsebene *xx* verschiedene Combinationen von Iden die Kranzhälften zusammensetzen.

So gelangen also nach dieser Hypothese in die Aequatorialplatte der ersten Reductionsspindel 24 in zwei Reihen

über einander liegende Doppel-Idanten (Fig. 4, 5), deren Trennung in einfache Idanten die zweite Reductionstheilung übernimmt (Fig. 4, 6).

Bereits seit einigen Jahren hatte ich mir im Stillen die Umgruppierung der Ide zu Idanten, wie ich sie in der Reductionstheilung enthalten glaube, durch das Bild eines Kranzes von Iden veranschaulicht, durch welches eine verschiebbare Theilungsebene gelegt wurde. Was ich rein schematisch ausgedacht hatte, das scheint hier von der Natur wirklich ausgeführt zu sein.

Fig. 7. Ein Kranz, der aus den vier Idanten *A*, *A*, *B*, *B* sich gebildet hat und der nun durch die verschiebbare Spaltungsebene $x \dots x$ in zwei Doppel-Idanten getheilt werden wird. Die kleinen Buchstaben bedeuten die Ide, deren hier nur vier für jeden Idanten angenommen sind.



Die Kranzbildung des Idioplasmas bei der Reductionstheilung der Keimzellen ist nun nicht bloß auf *Pyrrhocoris* beschränkt, vielmehr hat *Flemming* schon vor längerer Zeit eine ganz ähnliche ringförmige Bildung bei *Salamandra* beschrieben, und mein Assistent, Herr Dr. *Häcker*, hat neuerdings bei gewissen Copepoden die Bildung von Idioplasma-Kränzen in den Ei-Mutterzellen beobachtet, deren Entwicklungsgeschichte zwar auch nicht völlig mit der der Kränze von *Pyrrhocoris* zusammenfällt, aber doch wohl auch demselben Hauptzweck dient: der Neugruppierung der Ide.

Einwürfe.

Gegen meine Deutung der Reifungs-Vorgänge bei *Ascaris* kann der Einwurf erhoben werden, dass dieselbe zwar wohl

für die Varietät *bivalens* und für alle anderen Thiere mit vier oder mehr Idanten passe, nicht aber für solche mit zwei Idanten und darum eben gar nicht für *Ascaris univalens*. Denn wo in der Mutterzelle nur zwei Idanten enthalten sind, bekomme die fertige Keimzelle nur einen, und es sei deshalb ganz gleichgültig, ob den beiden Reductionstheilungen eine Verdoppelung der Idanten vorhergehe oder nicht. Diese Verdoppelung und die daraus resultirende Nothwendigkeit zweimaliger Theilung werde also durch meine Auslegung nicht erklärt.

Das ist für diese eine Variation von *Ascaris megaloccephala* vollkommen richtig; es fragt sich aber, ob man deshalb allein schon den ganzen Erklärungsversuch für hinfällig erklären darf.

Zunächst ist bekannt, dass noch bei keinem anderen lebenden Wesen eine so geringe Idantenzahl gefunden worden ist, wie bei dieser Varietät von *Ascaris megaloccephala*. Selbst die Zahl vier findet sich selten, und schon bei den nächsten Verwandten von dieser *Ascaris*-Art, z. B. bei *Ascaris lumbricoides*, finden sich zwölf Idanten, bei andern Nematoden nach Carnoy 8 bis 16, bei *Sagitta* nach Boveri 18, ebenso bei *Echinus*, bei einer Meduse (*Tiara*) 28 und bei drei verschiedenen Mollusken-Gattungen 32 Idanten. *Ascaris m. univalens* bildet also geradezu einen Ausnahmefall und dürfte vielleicht sogar von diesem Gesichtspunkt aus aufgefasst werden, zumal die Varietät *bivalens* mit vier Idanten die häufigere zu sein scheint. Wir wissen ja nichts über die Vererbungserscheinungen des Pferde-Spulwurms und können nicht beurtheilen, ob die Kinder der Variation *bivalens* nicht vielleicht wirklich verschiedenartiger sind, als die der Variation *univalens*. Jedenfalls dürfte *bivalens* die Stammform sein.

Es hat sich mir beim Studium der letzten O. Herwighschen Arbeit aber auch der Gedanke aufgedrängt, ob nicht bei *Ascaris univalens* die Neu-Combinirung der Ide noch in einer andern Weise ermöglicht werde, als bloß durch die

verschiedene Zusammenstellung der Idanten, und ich will diesen Gedanken hier mittheilen, damit seine Berechtigung an den Thatsachen geprüft werden kann. Mir selbst ist das Material dazu nicht zugänglich gewesen, da die Varietät univalens hier im Südwesten Deutschlands nicht vorzukommen scheint.

In den Mutter-Samenzellen von *Ascaris univalens* bilden sich aus dem im Kernnetz vertheilten Chromatin des Ruhezustandes vier lange, dünne Fäden, die sich derart zusammenlagern, dass sie sich in einem Punkte kreuzen und dort durch eine Kittmasse („Linin“) verbunden werden. Sie bilden so eine „ophiurenartige“ Figur, indem die Kreuzungsstelle die Körperscheibe des Seesterns, die beiden Hälften jeden Fadens zwei Arme desselben darstellen. Nach O. Hertwig verkürzt sich dann nach und nach jeder der vier Fäden, bis er zuletzt nur noch einen kurzen, dicken Zapfen darstellt. Diese vier Zapfen ordnen sich dann zu zwei Paaren an, mit ihren Grundflächen dicht auf einander stehend, wenn die erste Reductionsspindel sich bildet, und je ein Paar rückt schliesslich in je einen Tochterkern.

Natürlich hat O. Hertwig diese Vorgänge nicht direkt verfolgen können, sondern er hat sie durch Combinirung vieler beobachteter Stadien erschlossen. Ich möchte eine etwas andere Deutung der von ihm gegebenen Bilder versuchen, indem ich frage, ob nicht etwa die vier Fäden, welche die Ophiurenform darstellen, nicht bloß durch einfache Verkürzung sich zu den Zapfen umgestalten, sondern zugleich durch eine Verlöthung je zweier Fadenhälften, dergestalt, dass je zwei Arme der Ophiure sich an einander legen und mit einander verwachsen. Manche Einzelheiten sprechen für diese Vermuthung. Zunächst hat doch wohl die verkittende „Lininmasse“ im Kreuzungspunkt der Fäden irgend eine Bedeutung. Lässt man die Stäbchen nur durch Verkürzung der langen Fäden entstehen, so hat sie keinen Sinn, den sie sofort erhält, sobald man sich denkt, dass es hier auf eine Verkopplung der Fadenhälften ankommt. Sollen die Fadenhälften

— die Arme der Ophiure — durch das Spiel des achromatischen Fadennetzes hin und her bewegt und zu einander geführt werden, so bedürfen sie eines centralen Stützpunktes, eben der Körperscheibe der Ophiure. Gegen die Annahme einer so starken Verkürzung der Fäden, wie sie nöthig wäre, um aus einem ganzen Faden ein so kurzes und dickes Stäbchen zu machen, lässt sich zwar a priori nichts Entscheidendes sagen, da starke Verkürzung von Kernfäden auch sonst vorkommt; aber Hertwig selbst hat offenbar dieser Annahme zuerst etwas widerstrebt, da er zwar zur Stütze derselben an „die beträchtliche Verkürzung“ erinnert, „welche von den Samenzellen von Salamandra die Fäden erfahren, wenn sie aus dem Knäuelstadium sich zur Aequatorialplatte anordnen“, aber hinzufügt: „So bedeutend wie an dem vorliegenden Object wird freilich die Verkürzung sonst nirgends ausfallen.“

Auch die zweispitzige Gestalt der Stäbchen deutet auf eine Zusammensetzung aus zwei der Länge nach an einander gelöthete Fäden, und endlich auch die Lage dieser Zapfen, die mit ihren Grundflächen aufeinander stehen, gewissermaassen „dos à dos“, lässt sich besser verstehen, wenn benachbarte Arme der Ophiure mit einander verlöthet wurden, als wenn man annimmt, dass jeder der langen primären Chromatinfäden sich zum Zapfen verkürzt habe. Man würde in letzterem Falle doch erwarten müssen, dass der Zapfen mitten in der Lininmasse der Ophiurenscheibe liege, was nach den Hertwig'schen Bildern nicht der Fall ist.

Nun wird man freilich mit Recht fragen, wo denn die Beobachtungen sind, welche das Verwachsen je zweier Fadenhälften erkennen lassen. Ein so feiner Beobachter wie O. Hertwig könne diese Stadien doch kaum ganz übersehen haben, wenn sie überhaupt vorkämen. Das gestehe ich gern zu, allein auf Tafel I findet sich eine ganze Reihe von Bildern, auf welchen je zwei Arme der Ophiurenfigur einander genähert, ja selbst mehr oder weniger mit einander verlöthet sind. Vielleicht dürften die Figg. 27, 28 und 29 in diesem

Sinne aufzufassen sein, und wir würden dann daraus entnehmen können, dass die Fäden erst zu verschmelzen beginnen, wenn sie sich schon beträchtlich verkürzt haben, und ferner, dass die Verlöthung an der Kreuzungsstelle beginnt und gegen die Spitze hin vorschreitet, so dass zuletzt nur noch die zwei Spitzen frei bleiben. Mit Sicherheit lässt sich aber natürlich nur nach den Präparaten urtheilen, und O. Hertwig wird selbst am besten im Stande sein, an der Fülle seiner Schnittpreparate zu entscheiden, ob meine oder seine bisherige Deutung die richtige ist.

Sollte sich meine Vermuthung bestätigen, dann würde sich auch für eine so geringe Zahl von Idanten, wie sie bei univalens vorhanden ist, eine höhere Combinationsziffer ergeben, indem die Hälften der Stäbchen die Zahl der combinirbaren Einheiten verdoppelten.

Sehr einfach würde sich für alle Arten, *Ascaris m. univalens* mit eingeschlossen, die Neu-Combinirung des Keimplasmas erklären, wenn man annehmen dürfte, dass die Idanten sich nach jedem Ruhezustand des Kerns aus regellos zerstreuten Iden neu zusammenfügten. Allein dem steht die oben schon geltend gemachte Thatsache der einseitigen Vererbung entgegen.

Es versteht sich übrigens wohl von selbst, dass ich nicht entfernt beanspruche, in der Deutung des Einzelnen überall das Richtige getroffen zu haben. Erst wenn an der Hand meiner Deutungsversuche die Vorgänge von Neuem geprüft und neue Thatsachen aufgefunden sein werden, wird man Schritt für Schritt grössere Sicherheit gewinnen. Besonders von der vergleichenden Untersuchung der entsprechenden Vorgänge bei vielen verschiedenen Thiergruppen möchte ich weiteren Fortschritt erwarten. Für jetzt aber darf man wohl zufrieden sein, wenn wenigstens der Sinn und die Bedeutung der beiden Kerntheilungen im Grossen und Ganzen richtig erkannt ist.

Ob dies der Fall ist, wird die Zukunft lehren. Einstweilen spricht wohl dafür, dass es unter der Leitung dieses

Gedankens gelingt, die scheinbar unvereinbaren Vorgänge bei *Ascaris* und *Pyrrhocoris* unter einem Gesichtspunkt zu vereinigen. Die beiden Theilungen der Keim-Mutterzellen bedeuten danach eine Periode der Reduction und des Umbaues des Idioplasmas. Handelte es sich blos um die Reduction, d. h. eine Verminderung der Id-Ziffer auf die Hälfte, so würde eine einzige Theilung genügt haben; die zweite wurde dadurch nöthig, dass zugleich eine möglichst grosse Mannigfaltigkeit des Keimplasmas erreicht werden sollte. Bei der Verfolgung dieser beiden Ziele wird nicht immer genau der gleiche Weg eingehalten, sondern die Natur schlägt etwas verschiedene Wege ein, die aber immer in den Hauptstationen der beiden Kerntheilungen zusammentreffen. Zwei dieser Wege haben wir einerseits durch O. Hertwig, andererseits durch Henking kennen gelernt; vielleicht enthalten die Beobachtungen Flemming's über die Samenbildung von *Salamandra* einen dritten, die von Häcker einen vierten, die aber alle in dem Endziel zusammenlaufen werden.





II. VERERBUNG BEI PARTHENOGENETISCHER FORTPFLANZUNG.

Die Reifungsvorgänge im parthenogenetischen Ei und ihre Deutung.

Nachdem einmal erkannt war, dass die spezifische Entwicklung eines Eies zum ausgebildeten Individuum in erster Linie von der Kernsubstanz abhängt, insofern diese es ist, welche dem vorher gewissermaßen noch indifferenten Zellkörper bestimmte Differenzierungen aufzwingt und dem Gesamtgebilde der Eizelle bestimmte Vermehrungs- und Differenzierungsweisen mittheilt, so lag es nahe, auch der Quantität der Kernsubstanz eine Bedeutung dabei zuzuschreiben und sich vorzustellen, dass eine gewisse Menge von Kernsubstanz dazu gehöre, damit die Embryogenese einer Eizelle beginnen könne. Ich habe deshalb schon vor geraumer Zeit die Fähigkeit mancher Eizellen, sich ohne Befruchtung zu entwickeln, darin gesucht, dass sie die doppelte Menge von Keimplasma enthalten möchten wie befruchtungsbedürftige Eier, oder dass sie solche durch Wachstumsprocesse erzeugen könnten, in Uebereinstimmung hierin mit Strasburger, der denselben Gedanken aussprach. Als es dann später gelang, den Nachweis zu führen, dass auch parthenogenetische Eier Richtungs-

körper bilden, aber nur einen statt zwei, so schloss ich daraus, wie oben schon erwähnt, dass nur die zweite Richtungskörper-Bildung die von der Theorie geforderte Halbirung der Id-Zahl bedeute, denn man konnte nicht annehmen, dass eine solche Halbirung bei Parthenogenese vorkomme. Die den beiden Ei-Arten gemeinsame erste Kernsubstanz-Halbirung fasste ich als die Entfernung einer für beide Ei-Arten nicht mehr brauchbaren Kernsubstanz auf, das Ausbleiben der zweiten Kerntheilung beim parthenogenetischen Ei aber als das Mittel, dem Ei die zur Durchführung der Embryogenese nöthige Menge von Keimplasma zu erhalten.

Wie oben schon gesagt wurde, fällt an dieser meiner damaligen Deutung der Richtungstheilungen die Auslegung der ersten Theilung als einer Ausstossung eines specifischen oogenen Kernplasmas. Die Thatfachen der Spermatogenese, wie wir sie neuerdings durch O. Hertwig kennen gelernt haben, widerlegen dieselbe, indem sie zeigen, dass das Kern-Idioplasmata aller Richtungskörper Keimplasma sein muss, so gut als das im Ei zurückbleibende Kernplasma. Die Richtungstheilungen des Eies entsprechen genau den beiden Reductionstheilungen der Samen-Mutterzellen, wie ein Blick auf die Figuren 1 und 2 lehrt. Durch sie entstehen aus der Samen-Mutterzelle vier Samenzellen, von denen jede die halbe Idanten-Zahl der Art enthält (auf der Abbildung zwei). Durch die zwei Richtungstheilungen der Ei-Mutterzelle entsteht das Ei (1) und die drei Richtungskörper (2, 3 und 4), von denen jeder ebenfalls zwei Idanten enthält. Da es bei den vier Samenzellen nicht zweifelhaft sein kann, dass ihr Idioplasmata Keimplasma ist, so wird es auch bei den drei Richtungskörpern so angenommen werden müssen.

Wenn nun also bei regelmässig parthenogenetischen Eiern stets ein Richtungskörper gebildet wird, so könnte es scheinen, als bleibe zur Erklärung desselben jetzt nur noch die Deutung als einer blossen phyletischen Reminiscenz übrig. Es fragt sich indessen, ob dies zutrifft, und um dies, soweit als heute

möglich, klar zu legen, habe ich dieser Schrift den vorliegenden Abschnitt über Parthenogenese hinzugefügt.

Ohne Zweifel lehrt uns die Spermatogenese, dass die zwei „Reductionstheilungen“ ursprünglich auch bei den weiblichen Keimzellen die nächste Aufgabe hatten, aus jeder Mutterkeimzelle vier definitive Keimzellen hervorgehen zu lassen. Allein grade die Spermatogenese lehrt uns auch, dass damit zugleich ein Reductionsprocess der Idanten sehr eigenthümlicher Art verbunden ist. Die Normalzahl der Idanten wird dadurch in den fertigen Samenzellen auf die Hälfte herabgesetzt, und dieses Ziel wird auf dem Umwege erreicht, dass diese Normalzahl zuerst auf das Doppelte vermehrt wird und darauf durch zwei successive Theilungen auf die Hälfte vermindert.

Wenn wir nun sehen, dass bei normaler Parthenogenese die eine der beiden Reductionstheilungen wegfällt, die andere aber bestehen bleibt, so werden wir die bestehen bleibende schon deshalb nicht als eine bedeutungslose Reminiscenz eines in phyletischer Vorzeit bedeutungsvollen Vorgangs auffassen dürfen, weil dieselbe bei allen regelmässig parthenogetischen Eiern vorkommt, welche bisher darauf untersucht werden konnten. Allerdings sind dies nur achtzehn Arten, aber Arten aus verschiedenen Gruppen des Thierreichs: acht Daphniden, ein Branchiopode, zwei Ostracoden, drei Räderthiere und vier Insekten. Bei allen dasselbe eine Richtungskörperchen und also, so müssen wir schliessen, bei allen dieselbe scheinbar nutzlose Verdopplung der Idanten mit nachfolgender Herabsetzung auf die Hälfte, wie es das umstehende Schema der Figur 8 zeigt, bei welchem der leichteren Vergleichung mit den Figuren 1 und 2 halber ebenfalls nur vier Idanten als Normalzahl angenommen sind. Einer solchen Regelmässigkeit gegenüber lohnt es sich doch wohl, zu überlegen, ob diese seltsame Einrichtung nicht dennoch einen Sinn und eine Bedeutung haben könnte.

Im ersten Abschnitt wurde zu zeigen versucht, dass die Bedeutung der beiden „Reductionstheilungen“ bei männlichen

und weiblichen Keimzellen eine doppelte sei: erstens die Verminderung der Ide auf die Hälfte und zweitens die Zusammenstellung der Idanten zu neuen Combinationen. Das erste Ziel wäre auch mit einer einzigen Kerntheilung zu erreichen gewesen, das zweite dagegen nur sehr unvollkommen, weil eine Neumischung der Idanten dann am ausgiebigsten vor sich gehen kann, wenn vorher eine Verdopplung derselben stattgefunden hat; eine Verdopplung der Idanten-Zahl macht aber zwei Reductionstheilungen nöthig, falls die Normalzahl derselben auf die Hälfte herabgesetzt werden soll.

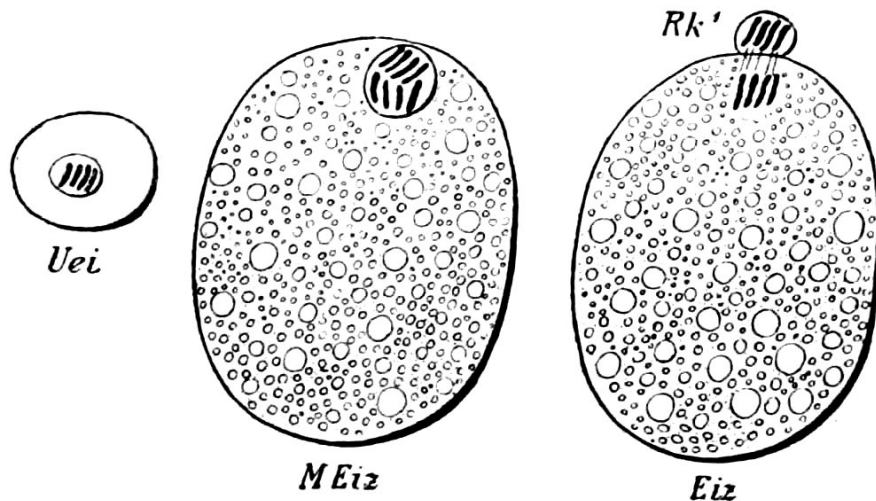


Fig. 8. Schema der Reifung des parthenogenetischen Eies.

Dass nun bei regelmässig parthenogenetischen Eiern eine Herabsetzung der Normalzahl der Idanten nicht stattfindet, lässt sich schon daraus schliessen, dass in den parthenogenetischen Eiern von *Artemia salina* eine grosse Zahl von Idanten vorkommt, nämlich 24 oder 26. Fände bei jeder Eireifung eine Herabsetzung der ursprünglichen Normalziffer der Art auf die Hälfte statt, so müsste sich die Zahl der Idanten von einer Generation zur andern auf die Hälfte verringern, und wir würden heute nur noch einen Idanten bei *Artemia* vorfinden können. Entweder also ist diese eine Richtungstheilung überhaupt keine Reductionstheilung, oder es geht ihr eine Verdopplung der Idanten-Zahl voraus, wie bei den befruchtungsbedürftigen Eiern.

Wäre das Letztere der Fall, so hätten wir also hier eine einfache Beibehaltung der ersten Richtungstheilung der befruchtungsbedürftigen Eier.

Leider gab mir die direkte Beobachtung bis jetzt darüber noch keinen ganz sichern Aufschluss. Herr Dr. Otto vom Rath hatte die Freundlichkeit, zahlreiche meiner alten Schnittpräparate¹⁾ von parthenogenetischen Eiern von *Artemia salina* daraufhin durchzusehen und mir die entscheidenden Bilder vorzulegen. Aus den früheren Untersuchungen desselben Materials wusste ich schon, dass das Keimbläschen, wenn es an die Oberfläche steigt, eine grosse Zahl ziemlich gleichmässig vertheilter Chromatin-Körnchen enthält. Es zeigte sich jetzt, dass diese Körnchen nicht etwa schon die definitiven Chromosome oder Idanten sind; sie sind kleiner und viel zahlreicher (Fig. 9, 1). In einem Keimbläschen zählte ich deren 115; in einem, welches schon zur Spindel sich umwandelte, zählte ich deren 115, die alle in der Aequatorialebene lagen (Fig. 9, 2); in einem zweiten nur 77, einem dritten 70 und in einem vierten nur 57. In der Aequatorialplatte der fertigen Richtungsspindel aber liegen zu einem Doppelkranz geordnet stets 48—52 kuglige Idanten (Fig. 9, 3a). Diese Letzteren müssen also durch Verschmelzung mehrerer der primären Chromatin-Körnchen entstehen, und die grosse Verschiedenheit in der Zahl der Letzteren muss darauf beruhen, dass in dem einen der untersuchten Keimbläschen dieser Verschmelzungsprocess schon weiter vorgerückt war, als in dem andern. Von den 48—52 Idanten der Aequatorialplatte rücken 24—28 nach dem einen und ebensoviele nach dem andern Pol. Wenn das Charakteristische der Reductionstheilung in einer Verminderung der Ide besteht, dann würde diese Richtungstheilung nur in dem Fall als eine Reductionstheilung mit Sicherheit anzusprechen sein, wenn alle 48 bis

¹⁾ Vergleiche: Weismann und Ischikawa, „Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper“. Zoologische Jahrbücher Bd. III, p. 575. 1888.

52 Idanten sich direkt aus den primären Chromatin-Körnern gebildet hätten; sie würde aber eine Aequationstheilung sein können, wenn zuerst nur ein Kranz von 24 bis 26 Idanten die Aequatorialplatte bildete und sodann eine Verdopplung und Theilung der Idanten einträte. In letzterem Falle würden die beiden über einander liegenden Idanten identische, d. h.

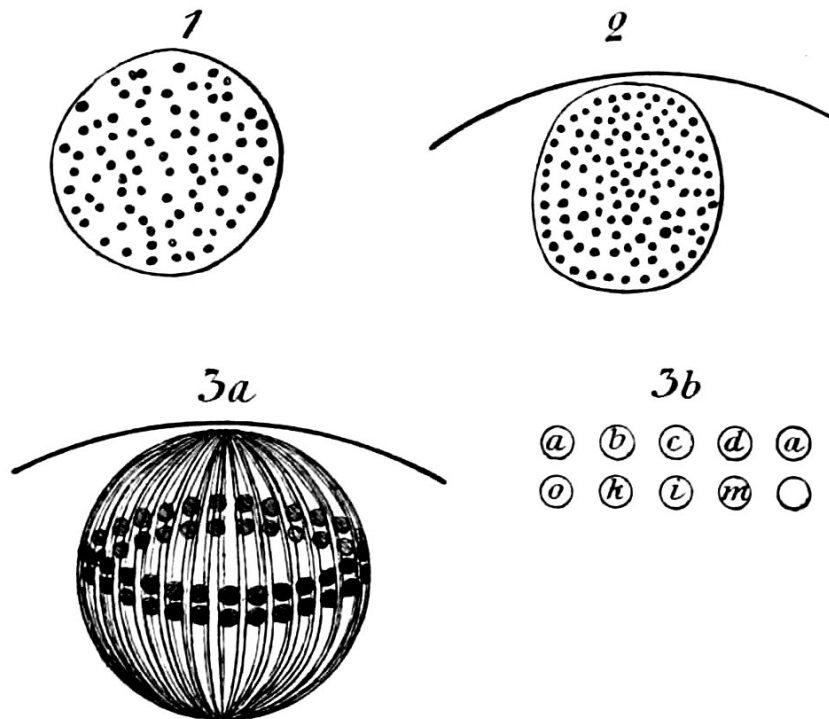


Fig. 9. *Artemia*. Keimbläschen des parthenogenetischen Eies vor und während der Richtungstheilung, halbschematisch, nach eignen Präparaten.

1. Zahlreiche Chromatin-Körner durch die ganze Dicke des Keimbläschens zerstreut.
2. Zahlreiche Chromatin-Körner (115) in der Aequatorialebene allein versammelt.
- 3a. Dieselben zu einem Doppelkranz von 52 Idanten geordnet in der Richtungsspindel.
- 3b. Ein Stück des Doppelkranzes mit Bezeichnung der Idanten.

aus den gleichen Iden zusammengesetzte sein, es würden also die gleichen Idanten jedem der beiden Tochterkerne zugeführt werden. Anders, wenn die beiden über einander liegenden Idanten selbstständig sich aus verschiedenen freien Iden (Chromatin-Körnern) gebildet haben. In diesem Falle wird die idioplasmatische Zusammensetzung der beiden Tochterkerne eine verschiedene werden müssen.

Da wir den Chromatin-Körnchen nicht ansehen können, ob sie aus gleichem oder verschiedenem Idioplasma bestehen, so lässt die direkte Beobachtung zunächst nichts Sicheres darüber aussagen, ob hier eine Aequations- oder eine Reductionstheilung vorliegt. Vielleicht gelingt es später auf einem andern Wege dennoch, eine direkte Entscheidung darüber herbeizuführen, und Untersuchungen in dieser Richtung sind bereits eingeleitet; für jetzt aber muss man sich mit Wahrscheinlichkeitsgründen behelfen. Da dürfte denn zunächst geltend zu machen sein, dass die erste Theilung bei befruchtungsbedürftigen Eiern überall eine Reductionstheilung ist. Da *Artemia* heute noch in manchen ihrer Colonien sich geschlechtlich fortpflanzt, so darf es wohl als wahrscheinlich angesehen werden, dass sie in den parthenogenetischen Colonien, in welchen ihre Eier die zweite Richtungstheilung aufgeben, die erste aber beibehalten haben, diese erste auch in ihrer ursprünglichen Form, d. h. als Reductionstheilung erhalten geblieben sei.

Dafür spricht dann noch ferner der Umstand, dass es Herrn Dr. vom Rath niemals gelang, in der Aequatorialplatte der Richtungsspindel von *Artemia* einfache Idanten zu beobachten; sie waren stets doppelt, zwei grosse runde Körner über einander (Fig. 9, 3). Wenn man nun weiter erwägt, dass im Beginn der Umbildung des Keimbläschens zur Spindel die Chromatin-Körnchen durch das ganze Keimbläschen zerstreut liegen (Fig. 9, 1), dass sie dann, indem sie zugleich mehrfach mit einander verschmelzen, sich in die Aequatorialebene der Spindel in einfacher Lage einordnen, nicht als blosser Kranz von Körnchen, sondern als eine ovale, von den Chromatin-Körnern gebildete Scheibe (Fig. 9, 2), und dass sie dann erst zum Doppelkranz geordnet auftreten (Fig. 9, 3), so darf man wohl schliessen, dass je zwei Idanten dieses Doppelkranzes nicht wie bei der gewöhnlichen Aequationstheilung durch Verdopplung und Theilung je eines Idanten gebildet wurden, sondern dadurch, dass sich die unabhängig von einander entstandenen Idanten der ovalen

Aequatorialebene nachträglich zum Doppelkranz über einander gelagert haben. Dann hätten wir also eine echte Reductionstheilung.

Somit ist es wohl berechtigt, als das Wahrscheinlichste anzunehmen, dass hier eine Reductionstheilung vorliegt, und zwar eine solche mit vorhergehender Verdopplung der Idanten.

Verhält sich dies so, so wird es nicht zweifelhaft sein können, dass die Wirkung dieser Einrichtung hier dieselbe sein muss, wie die des gleichen Vorgangs beim befruchtungsbedürftigen Ei. Diese aber besteht, wie im ersten Abschnitt zu zeigen versucht wurde, in einer Neu-Combinirung der Idanten. Wir werden also zu der Ansicht geführt, dass auch im parthenogenetischen Ei eine Veränderung in der Zusammensetzung des Keimplasmas von Generation zu Generation stattfinden kann.

Gehen wir von dem Punkt der phyletischen Entwicklung aus, an welchem Parthenogenese zuerst ansetzte, so bestand also damals schon jeder Idant der Ureizellen aus einer Reihe differenter Ide. Diese wurden nun zum ersten Male nicht auf die halbe Gesamtzahl herabgesetzt durch die beiden Richtungstheilungen, sondern ihre Zahl wurde in dem fertigen Ei wieder dieselbe, die sie in der Ureizelle gewesen war, nachdem sie vorher in der Mutter-Eizelle auf das Doppelte angewachsen, dann aber durch die erste Richtungstheilung wieder auf die Hälfte herabgesetzt worden war (Fig. 8). Bei dieser Herabsetzung nun konnte die Neu-Combinirung eintreten, ja sie musste eintreten, wenn man nicht annehmen will, dass die durch die vorhergehende Verdopplung entstandenen gleichen Idanten sich stets genau auf beide Tochterkerne vertheilen. Dies würde durch eine Aequationstheilung des Kerns geschehen. Grade dadurch, dass bei ihr die Verdopplung und Theilung der Idanten erst eintritt, wenn dieselben schon zur Aequatorialplatte geordnet sind, wird diese Wirkung erzielt und gesichert; sobald aber, wie dies hier der Fall ist, die Verdopplung schon vorher erfolgt, werden die

beiden Theilhälften eines Idanten wohl gelegentlich ebenfalls sich auf beide Tochterkerne vertheilen können, aber sie werden ebensowohl auch beide in ein und denselben Tochterkern gelangen können. Auf dieser Freiheit der Vertheilung der vorhandenen Idanten beruht ihre Neu-Combinirung bei der Reductionstheilung, und der Unterschied zwischen einer gewöhnlichen Kerntheilung und der hier betrachteten Reductionstheilung beruht im Wesentlichen darauf, dass bei Letzterer eine zeitliche Verschiebung der Verdoppelung der Idanten stattgefunden hat.

Wenn also heute eine *Artemia*-Art, die sich bisher nur zweigeschlechtlich fortgepflanzt hatte, zur Parthenogenese überginge, so würden trotz der von nun an ausbleibenden Vermischung der Idanten des Eies mit solchen einer Samenzelle dennoch die Nachkommen eines Weibchens nicht lauter „identische Zwillinge“ zu sein brauchen. Bei zwanzig differenten Idanten würden, wenn auch nicht 377 Millionen, wie die Rechnung ergibt, so doch eine so grosse Zahl verschiedener Combinationen der in den Ureiern vorhandenen Idanten vorkommen können, dass nur selten zwei Eier dieser Mutter identisch sein würden. Unter den möglichen Combinationen würde sich auch diejenige befinden, welche in den somatischen und den Ureizellen der Mutter vorhanden war, nämlich je ein Idant von jeder Art, und ein solches Ei müsste, falls es zur Entwicklung gelangt, ein mit der Mutter „identisches“ Individuum liefern, d. h. ein solches, welches der Mutter gleich wäre mit Ausnahme der durch verschiedenartige äussere Einflüsse etwa gesetzten Ablenkungen der ererbten Entwicklungsrichtung.

Wir brauchen nun keineswegs anzunehmen, dass alle Combinationen gleiche Wahrscheinlichkeit haben; wenn nur überhaupt irgend ein Grad von Veränderlichkeit in der Zusammensetzung des Keimplasmas möglich ist, so ergeben sich daraus merkwürdige Consequenzen. Zunächst muss bei fortgesetzter reiner Parthenogenese die Zahl der im Idioplasmata enthaltenen differenten Idanten immer

mehr abnehmen. Sollte sie nicht abnehmen, so dürfte niemals eine neue Combination eintreten, sondern stets die der ersten parthenogenetischen Mutter beibehalten werden, bei zwanzig Idanten also die Combination aller dieser zwanzig Idanten $a-u$. Würde statt dieser Combination sich eine andere bilden, also z. B. $a, \alpha, b, c, d \dots u$, so müsste einer der Idanten doppelt vorkommen, z. B. a , folglich — da die Zahl der Idanten dieselbe bleibt — würde einer der übrigen fehlen müssen, z. B. f . Die Folge würde sein, dass in sämtlichen Descendenten der betreffenden Tochter der Idant f nicht mehr vorkäme. Wenn sich nun auch die Ausschaltung eines der Idanten der Stammutter A nicht in jeder Generation wiederholte, sondern nur in je zehn Generationen, so würde doch in hundert Generationen die Zahl der differenten Idanten von zwanzig auf zehn gesunken sein, und die übrigen zehn wären mit einem der zehn ersten identisch. Das Keimplasma würde sich also dann aus den Idanten $aa, bb, cc, dd, ee, ff, gg, hh, ii, kk$ zusammensetzen. Im Laufe von weiteren Generationsfolgen aber würde sich die Zahl der differenten Stäbchen noch mehr vermindern können, wenn auch in immer langsamerem Tempo.

Wir werden also erwarten müssen, dass bei fortgesetzter, nicht von zweigeschlechtlicher Fortpflanzung unterbrochener Parthenogenese zuletzt eine grosse Einförmigkeit des Keimplasmas und in Folge dessen auch der Individuen eintreten werde. Man kann daran nicht zweifeln, wenn man bedenkt, dass jede Vereinfachung des Keimplasmas, wenn sie einmal eingetreten ist, nicht wieder rückgängig gemacht werden kann, da ja eben die Befruchtung, d. h. die Zufuhr fremder Idanten ausgeschlossen ist. Sobald also die Reductionstheilung auch nur einen der zwanzig mütterlichen Idanten doppelt in den Furchungskern des Eies führt, muss ein anderer der im mütterlichen Keimplasma enthaltenen Idanten nicht nur für die aus dem Ei sich entwickelnde Tochter, sondern auch für alle ihre Nachkommen jeglichen Grades unwiederbringlich verloren sein. Nun ist aber unter den zahlreichen möglichen

Idanten-Combinationen nur eine einzige, welche keine Verminderung der Zahl differenter Idanten herbeiführt, nämlich die oben erwähnte Combination $a, b, c, d \dots u$, also die genaue Wiederholung der mütterlichen Combination. Das Eintreten einer Verminderung der differenten Idanten ist also sehr viel wahrscheinlicher, als das Gleichbleiben ihrer Anzahl, und diese Wahrscheinlichkeit wird sich in jeder folgenden Generation wiederholen, so lange, bis nur noch zwei Arten von Idanten im Keimplasma vorhanden sind. Sobald dieser Punkt erreicht ist, dreht sich die Sache um, denn nun wird die Wahrscheinlichkeit, dass durch die Reductionstheilung blos Idanten a oder blos solche b dem Eikern zugetheilt werden, weit geringer als die, dass neben a - auch noch b -Idanten vorkommen werden.

Dies leuchtet sofort ein, wenn man ein bestimmtes Beispiel sich vor Augen hält. Setzen wir der Einfachheit halber statt der bisher angenommenen zwanzig Idanten nur zehn, welche bereits auf nur zwei differente Arten a und b reducirt sind, so verdoppeln sich diese in den Mutter-Eizellen auf zwanzig, zehn a und zehn b . Es sind dann folgende Combinationen möglich für den durch die Reductionstheilung gebildeten Keimkern¹⁾ des Eies:

$$\begin{aligned} &10a; 9a + 1b; 8a + 2b; 7a + 3b; 6a + 4b; \\ &5a + 5b; 4a + 6b; 3a + 7b; 2a + 8b; \\ &a + 9b; 10b. \end{aligned}$$

Das heisst also, dass unter den elf möglichen Combinationen nur zwei sich befinden, welche blos die eine Idantenart enthalten; alle anderen enthalten beide. Bei der Normalzahl von zwanzig Idanten würden 2 unter 41 Combinationen blos a oder blos b enthalten, bei der Normalzahl von vierzig Idanten zwei unter 81.

¹⁾ Nach dem Vorgang von Strasburger gebrauche ich das Wort „Keimkern“ für das bisher gebräuchliche „Furchungskern“, also allgemein für den Kern des reifen Eies, von welchem die Embryonal-Entwicklung ausgeht, mag derselbe parthenogenetisch oder amphigon entstanden sein.

Das heisst natürlich nicht, dass die Verminderung bis auf eine Idanten-Art unwahrscheinlich sei, sondern nur, dass sie zunächst noch bedeutend in der Minorität bleiben, d. h. bei nur sehr wenigen unter zahlreichen Eiern derselben Mutter vorkommen wird. Dies wird sich in den folgenden Generationen ändern müssen, denn nur bei einer der elf aufgeführten Combinationen sind *a* und *b* in gleicher Anzahl vorhanden, und nur die Nachkommen dieses Keimplasmas werden meistens ein aus *a* und *b* gemischtes Keimplasma erhalten, bei allen anderen der elf Combinationen überwiegt entweder *a* oder *b*, und je nach der Stärke dieses Ueberwiegens ergibt sich die Wahrscheinlichkeit einer grösseren oder geringeren Zahl von Eiern, die nur *a* oder nur *b* enthalten. Man wird also sagen dürfen, dass bei fortgesetzter Parthenogenese das Keimplasma immer einfacher wird in Bezug auf seine Zusammensetzung aus Iden, bis es nur noch aus zwei Idanten-Arten besteht, dass aber diese Zusammensetzung aus zwei Idanten-Arten sich dann lange Zeiträume hindurch halten kann, hin und her schwankend zwischen einer wechselnden Majorität bald der einen, bald der andern Art. Unter den Eiern eines solchen Weibchens können aber immer einzelne vorkommen, deren Keimplasma nur noch den einen von beiden Idanten enthält.

Beobachtungen über Vererbung bei Parthenogenese.

Als ich seiner Zeit den Gedanken entwickelte, die geschlechtliche Fortpflanzung habe in letzter Instanz die Bedeutung, den Betrag an individueller Variabilität zu sichern, welcher für die phyletische Entwicklung der Organismenwelt durch Selectionsprozesse nöthig ist, zog ich daraus den Schluss, dass Parthenogenese, wenn sie unausgesetzt die einzige Fortpflanzungsart wird, die Anpassung einer Art an neue Lebensbedingungen ausschliessen müsste¹⁾. Wenn — so

¹⁾ „Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung“, Jena 1886, p. 58.

folgerte ich — die stets von Neuem wiederholte Vermischung zweier Individualitäten erforderlich ist, damit Selectionsprocesse die nöthige Auswahl von Combinationen individueller Eigenschaften vorfinden, dann wird diese Auswahl nicht in dem erforderlichen Grad vorhanden sein, wenn parthenogenetische Vermehrung dieselben Combinationen durch lange Generationsfolgen auf immer zahlreichere Individuen überträgt; es wird eine Masse „identischer“ Individuen entstehen müssen, d. h. Individuen, die genau denselben Grundstock vererbbarer Anlagen in sich enthalten, die sich also höchstens durch „passante“ Eigenschaften unterscheiden können, d. h. durch solche, welche die Folge der Einwirkung verschiedenartiger äusserer Einflüsse auf den in Bildung begriffenen oder schon ausgebildeten Körper sind. Ich drückte dies damals dahin aus, dass rein parthenogenetische Arten „auf den Aussterbe-Etat gesetzt“ seien, „nicht in dem Sinne, dass sie unter den jetzt herrschenden Lebensbedingungen aussterben müssten, wohl aber in dem, dass sie unfähig seien, sich neuen Lebensbedingungen anzupassen, sich in neue Arten umzuwandeln“. Ich zog diese Consequenz in aller Schärfe, obwohl ich mir damals schon dachte, dass sie vielleicht gemildert werden müsste, denn ich erwog damals schon die Möglichkeit, ob nicht die Folgen der bei den Vorfahren stattgefundenen geschlechtlichen Fortpflanzung sich in den späteren rein parthenogenetischen Generationen noch geltend machen können. Ob aber eine blosse Umordnung der Ide innerhalb der Idanten genügen würde, um eine andere Combination individueller Eigenschaften hervorzurufen, musste wohl sehr zweifelhaft erscheinen, und doch wäre dies die einzige Veränderung des Keimplasmas gewesen, welche nach dem damaligen Stand unseres Wissens hätte angenommen werden können, denn eine Reductionstheilung liess sich damals für parthenogenetische Eier nicht annehmen, weil wir noch nicht wussten, dass die Zahl der Idanten sich verdoppelt, ehe die erste Richtungstheilung eintritt, und weil eine Halbierung der Idanten-Zahl ohne eine solche vorgängige Vermehrung derselben auf das

Doppelte nothwendig ihre Zahl in wenigen Generationen auf eins herabgemindert hätte. Jetzt stehen die Dinge anders, lässt sich der Satz aufstellen, dass auch bei Parthenogenese die Combination der Idanten in den verschiedenen Keimzellen ein und derselben Mutter eine wechselnde sein kann. Man wird deshalb auch parthenogenetischen Arten einen gewissen Grad von Veränderungsfähigkeit zusprechen dürfen, wenn auch einen erheblich geringeren, als zweigeschlechtlich sich fortpflanzenden.

Schon im Jahre 1884 begann ich eine Reihe von Versuchen, die über die Variabilität rein parthenogenetischer Arten Aufschluss geben sollte. Dieselben werden heute noch fortgesetzt, und ich hoffe, später einmal ausführlicher über sie berichten zu können. Ich wählte dazu einen Muschelkrebs, der sich durch auffallende und leicht controlirbare Zeichnung der Schale auszeichnete. Es standen mir von der betreffenden Art, *Cypris reptans*, zwei im Freien aufgefundene recht verschieden gezeichnete Varietäten zu Gebote. Die Art ist hier rein parthenogenetisch; ich habe wenigstens noch niemals ein Männchen und ebensowenig jemals ein Weibchen mit gefülltem Receptaculum aufgefunden. Besonders das Letztere sichert die völlige Abwesenheit von Männchen, da man in Colonien einer *Cypris*-Art, welche Männchen enthalten, stets die Samen-Behälter sämmtlicher reifen Weibchen mit Samen gefüllt findet¹⁾. Wenn also auch der Zufall mir unter den vielen Hunderten von Individuen, die ich auf ihr Geschlecht prüfte, stets nur die Weibchen in die Hand gespielt hätte, so hätte mir doch der Samen in ihren Receptaculis die Anwesenheit von Männchen anzeigen müssen, falls solche vorhanden gewesen wären. Allein das Receptaculum war ausnahmslos leer, zu welcher Jahreszeit, unter welchen äussern Existenzbedingungen der Colonie ich auch untersuchte.

Meine beiden Abarten unterscheiden sich dadurch (Fig. 10),

¹⁾ Vergleiche darüber meine früheren Angaben in „Parthenogenese bei Ostracoden“. Zool. Anzeiger Bd. III, p. 81. 1880.

dass die Varietät *A* heller gefärbt ist, indem sie auf der lehmgelben Grundfarbe ihrer Schale nur einige dunkelgrüne Flecke von geringer Ausdehnung besitzt, während die Varietät *B* dadurch dunkelgrün erscheint, dass bei ihr dieselben Flecken bedeutend grösser sind und nur wenig von der lehmgelben Grundfarbe der Schale frei lassen. Die Flecke sind nach Zahl und Stellung bei beiden Arten genau dieselben, und der

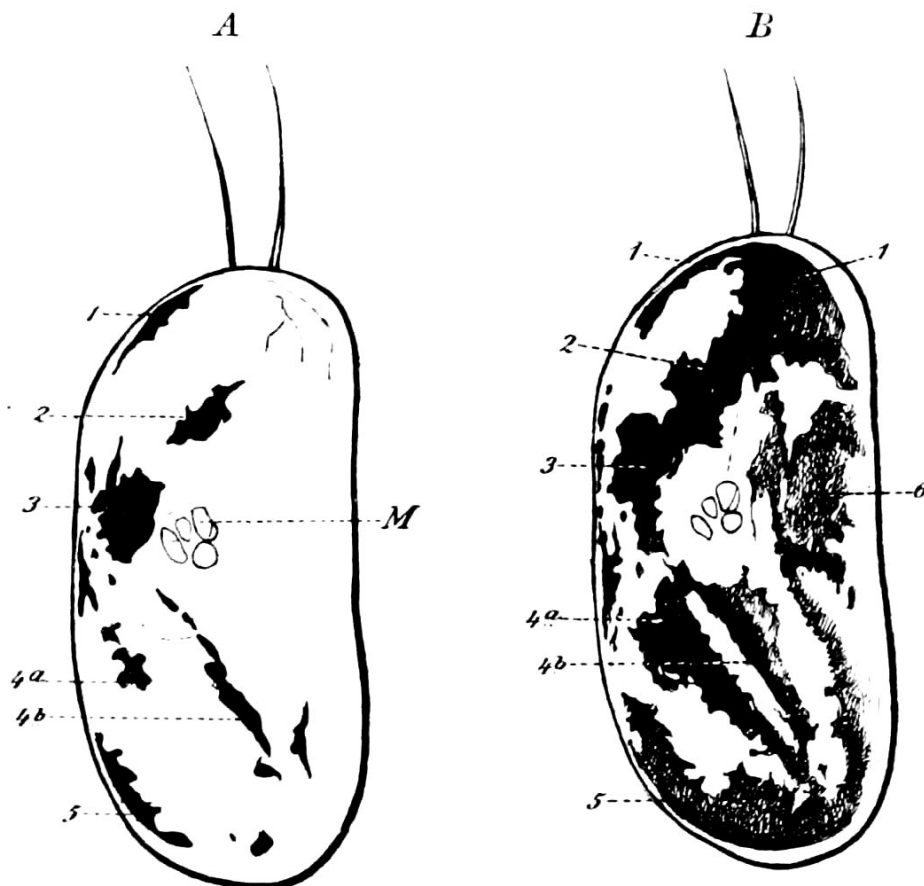


Fig. 10. *Cypris reptans* var. *A* und *B*.

Unterschied in der Zeichnung ist lediglich ein quantitativer, allerdings aber ein beträchtlicher, so dass man mit blossen Auge schon und auf den ersten Blick erkennt, ob man die helle oder die dunkle Abart vor sich hat.

Ich stellte die Versuche in der Weise an, dass ich ein Thier in einem kleinen Glasaquarium isolirte und es sich so lange vermehren liess, bis das ganze Gefäss voll von erwachsenen und selbst wieder eierlegenden Nachkommen war. Dann wurde die Colonie gemustert, der grösste Theil der-

selben getödtet und aufbewahrt, ein oder mehrere Thiere aber zur Nachzucht ausgewählt, um in neu hergerichteten Aquarien jedes wieder für sich angesiedelt zu werden. Auf diese Weise sind mir im Laufe dieser sieben Jahre viele Tausende von Individuen durch die Hände gegangen, denn die Thiere vermehren sich sehr rasch und zwar während des ganzen Jahres.

Das erste und auffallendste Resultat war das einer ungemein grossen Aehnlichkeit der Nachkommen einer Mutter sowohl unter sich als mit der Mutter. Völlig identische Individuen habe ich zwar nicht statuiren können, wenn es auch oft zuerst den Anschein hatte, als lägen solche vor; kleine Unterschiede fanden sich immer vor, soweit meine Untersuchung reichte, aber die Unterschiede waren häufig so gering, dass man zweifelhaft sein muss, ob sie auf verschiedener Anlage oder nur auf verschiedener Ernährung u. s. w. beruhen, die ja niemals bei zwei Individuen, nicht einmal bei identischen Zwillingen des Menschen völlig gleich sein können. Auch im Laufe zahlreicher Generationen trat in der Regel keine Veränderung ein, wenn ich von den gleich zu erwähnenden Ausnahmen absehe. Ich besitze heute noch Colonien von *A* und solche von *B*, welche von ihren beiden Vorfahren *A* und *B* aus dem Jahre 1884 nicht zu unterscheiden sind, d. h. welche genau den Zeichnungs-Typus dieser Stammthiere beibehalten haben. Wenn man sechs Generationen für das Jahr rechnet, was bei Züchtung im Zimmer nicht zu viel sein wird, so würden sich etwa vierzig Generationen seit 1884 gefolgt sein.

Zunächst versuchte ich künstliche Züchtung der beiden Formen; ich wählte die dunkelsten Individuen einer Colonie der Abart *A* zur Nachzucht aus und die hellsten einer Colonie von *B*, in der Absicht, dadurch vielleicht im Laufe der Generationen die Abart *A* in die Abart *B* und umgekehrt überzuführen. Aber ich erhielt keine entscheidenden Resultate, vielleicht weil ich nicht richtig zur Nachzucht auswählte, denn bei der grossen Aehnlichkeit der Thiere ist es schwer und oft kaum möglich, zu sagen, welches Individuum grössere Flecken

besitzt, vielleicht auch, weil ich passante Unterschiede für ererbte nahm, was natürlich nicht zu vermeiden ist.

Um so mehr war ich überrascht, als ich im Jahre 1887 in einem Aquarium der hellen Abart *A* neben typischen Individuen dieser lehmgelben Form auch solche der dunkelgrünen Abart *B* fand. Ich dachte zuerst an eine Verunreinigung des Aquariums, so wenig auch die Möglichkeit einer solchen vorlag, da natürlich bei allen diesen Versuchen stets mit grösster Vorsicht verfahren wurde. Aber trotz der peinlichsten Sorgfalt in dieser Beziehung, die jede Möglichkeit einer Verschleppung von Eiern ausschloss, kam nach einiger Zeit noch ein ebensolcher Fall in einem andern Aquarium der Abart *A* vor und nach längerer Zeit abermals einer. Es gelang nun auch in dem betreffenden Aquarium Zwischenformen zwischen beiden Abarten aufzufinden, die in den ersten beobachteten Fällen vermisst worden waren. Auch im Mai dieses Jahres (1891) ist wieder ein solcher Fall beobachtet worden, bei welchem festgestellt werden konnte, dass nur ein einziges Thier unter 540 erwachsenen Cypris der hellen Abart ganz plötzlich und unvermittelt in die scharf ausgesprochene dunkle Abart übergesprungen war. Fünf Nachkommen derselben glichen der Mutter genau.

Lange Zeit harrete ich vergebens darauf, dass die umgekehrte Umwandlung einmal vorkommen möchte, ich meine, dass in einer Colonie der dunkeln Abart helle Individuen der Form *A* aufgetreten wären, und ich neigte mich schon zu der Ansicht hin, dass die dunkle Abart *B* die Stammform beider sei, als mir im Winter 1890 auf 1891 eine Colonie von *B* vorkam, in welcher neben typischen Individuen der Abart *B*, die seit mehreren Jahren darin gezüchtet worden war, auch eine geringere Zahl typischer Individuen der Abart *A* sich vorfand. Die Colonie stammte von einem dunkeln Individuum ab, welches im Laufe von sieben Jahren viele Hunderte von Nachkommen hervorgebracht hatte, alle von der typischen dunkeln Abart.

Man möchte vielleicht an den verändernden Einfluss

äusserer Bedingungen denken, um diese Abweichungen zu erklären, allein diese sind hier dadurch völlig ausgeschlossen, dass stets beide Formen neben einander in demselben kleinen Aquarium, also genau unter denselben äusseren Bedingungen auftraten. Innere Ursachen, d. h. Veränderungen in der Zusammensetzung des Keimplasmas, dürfen allein zur Erklärung dieser auffälligen Erscheinungen herangezogen werden. Die Erklärung ist aber vom Standpunkt der Idanten-Theorie nicht schwer zu geben, ja, diese Beobachtungen scheinen mir fast ein Beweis für die oben dargelegte Ansicht zu sein, dass auch bei Parthenogenese eine Reductionstheilung und damit also auch eine Neu-Combining der Idanten stattfindet.

Die Thatsache, dass sowohl die Form *A* in *B* übergehen kann, als auch umgekehrt *B* in *A*, lässt schliessen, dass beide Typen zu einer Zeit entstanden sind, als sie sich noch nicht ausschliesslich durch Parthenogenese fortpflanzten; andernfalls könnten nicht die Ide *a* im Keimplasma von Thieren des Typus *B*, und umgekehrt nicht die Ide *b* im Keimplasma von Thieren des Typus *A* enthalten sein. Nur durch die in einer wohl nicht weit zurückgelegenen Zeit noch stattfindende geschlechtliche Fortpflanzung kann das Nebeneinander beider Id-Arten seine Erklärung finden.

Nehmen wir die Verhältnisse möglichst einfach an. Es seien nur vier Idanten im Keimplasma; davon seien drei gänzlich aus Iden des Typus *A*, eins ganz aus Iden des Typus *B* zusammengesetzt. Die vier Idanten der Urkeimzellen *a a a b* verdoppeln sich in den Mutterkeimzellen durch Längsspaltung und ergeben also die acht Stäbchen *a a a a a b b*. Setzen wir nun den für den Rückschlag in die Abart *B* günstigsten Fall, so werden wir diesen in einem Ei sehen müssen, bei welchem die Reductionstheilung so erfolgt, dass die Stäbchen-Combination *a a a a* in die Richtungszelle zu liegen kommt, während die Combination *a a b b* den Keimkern des Eies bildet. Die Tochter, welche aus diesem Ei hervorgeht, enthält in ihren Urkeimzellen wieder die Combination *a a b b*, in ihren Mutterkeimzellen die verdoppelten Stäbchen *a a a a b b b b*, und nun liegt

schon die Möglichkeit einer Reductionstheilung vor, welche die vier Idanten b zusammen in den Keimkern einer Eizelle führt; aus einem Ei mit dem Keimplasma $bbbb$ muss aber unzweifelhaft ein Individuum der Abart B hervorgehen.

In dem angenommenen, jedenfalls viel zu einfachen Fall könnte also der Rückschlag auf die andere Abart schon in der dritten Generation eintreten, sobald aber, wie es in Wirklichkeit meistens der Fall sein wird, die Idantenzahl eine grössere ist, und der Bruchtheil der Variation b ein viel kleinerer, wird das alleinige Vorherrschen von Idanten b viel langsamer eintreten und überhaupt viel seltener, da es vom Zufall abhängt, ob grade Combinationen von mehreren Idanten b vorkommen, und ob die Individuen, welche sich aus solchen Eiern entwickeln, und die natürlich viel seltener sein müssen, als solche mit weit überwiegender Mehrzahl von Idanten a , nicht zufällig früher zu Grunde gehen, ehe sie sich fortpflanzen. Und auch dann ist noch keine Sicherheit gegeben, dass unter den von dieser Mutter hervorgebrachten Eiern auch solche mit einer noch gesteigerten Anhäufung von b -Stäbchen vorkommen u. s. w.

Diese theoretischen Vorstellungen stimmen gut mit den Resultaten der Züchtung. Die Abart A kann zwar Nachkommen von der Abart B hervorbringen, aber nicht in allen Zuchten kommt es dazu und oft erst nach zahlreichen Generationen. Ebenso ist es mit der Abart B in Bezug auf ihre Erzeugung der Abart A . In beiden Fällen auch sind es immer nur einzelne Individuen, die in die andere Abart übergehen, niemals etwa sämtliche Nachkommen einer Mutter. Immer fanden sich in demselben Aquarium, in dem ein solcher Uebergang vorkam, zahlreiche Individuen der Stammform daneben, ein Beweis, dass es immer nur seltene Ausnahme ist, wenn eine solche extreme Keimplasma-Combination sich bildet. Ist sie aber einmal entstanden, dann erzeugt eine solche Mutter in allen beobachteten Fällen wieder Nachkommen ihres eigenen Typus; eine Mutter also, die von der Abart A abstammt, selbst aber zum Typus B übergegangen ist, ver-

hält sich ganz so, als ob ihre Vorfahren dem Typus *B* angehört hätten. Sie bringt Nachkommen der Abart *B* hervor, die nun für lange Generationsfolgen den Typus *B* beibehalten. In dem oben angesetzten Beispiel würde der Typus *B* für immer beibehalten werden, da wir dort die vier allein vorhandenen Idanten alle als *b* angenommen haben. Dies wird in Wirklichkeit wohl selten vorkommen, da das Keimplasma verwickelter zusammengesetzt sein dürfte, als es hier angenommen wurde; da nicht nur zahlreichere Idanten in demselben enthalten sind, sondern auch die Zusammensetzung der einzelnen Idanten selbst sich auf die Dauer nicht völlig gleichbleiben wird, wie oben (Theil I) zu zeigen versucht wurde. Wenn die Idanten keine ganz unwandelbaren Einheiten sind in Bezug auf ihre Zusammensetzung aus Iden, wenn vielmehr bei ihrer jedesmaligen Neuformung aus den im Kernnetz vertheilten Iden gelegentlich eine Abweichung in der Aufreihung der Ide vorkommt, dann könnte man sich sogar vorstellen, dass durch solche Verschiebungen ein Keimplasma *a*, welches gar keine reinen *b*-Idanten enthält, vielmehr nur noch einzelne der Abart *B* zugehörige Ide innerhalb von *a*-Idanten, dennoch im Laufe der Generationen zu Rückschlägen nach der Abart *B* führen könnte. Doch das sind Feinheiten, auf welche näher einzutreten für jetzt noch zu früh wäre, da wir ja noch ganz in den ersten Anfängen einer Kenntniss der Vererbungserscheinungen bei Parthenogenese stehen.

So viel aber scheint mir gewonnen, dass wir behaupten dürfen, auch bei Parthenogenese finde eine individuelle Variation statt, welche wie bei zweigeschlechtlicher Fortpflanzung in der Zusammensetzung des Keimplasmas selbst ihren Grund hat, also auf Vererbung beruht und selbst wieder vererbbar ist. Ich habe also früher geirrt, insofern ich rein parthenogenetischen Arten die Fähigkeit der Umbildung durch Selectionsprozesse ganz absprach; sie können dieselbe noch in einem gewissen Grade besitzen. Der Hauptsache nach aber hatte ich vollkommen Recht, denn dass diese Umbildungs-

fähigkeit eine weit geringere sein muss, als bei zweigeschlechtlichen Arten, das geht ebenso sehr aus den angeführten Beobachtungen als aus den theoretischen Erwägungen hervor. Letztere zeigen, dass im Laufe der Generationen die Zusammensetzung des Keimplasmas immer einfacher werden muss, und erstere bestätigen dies, indem sie eine auffallende Gleichförmigkeit der Nachkommen durch zahlreiche Generationen hindurch nachweisen. Der Vortheil einer complicirten Mischung von vielerlei Individual-Anlagen, den die amphigonen Vorfahren den parthenogenetischen Arten gebracht haben, geht nach und nach verloren, und wir werden sagen dürfen, dass rein parthenogenetische Arten die Umbildungsfähigkeit durch Selectionsprozesse um so vollständiger einbüßen werden, je länger die reine Parthenogenese bereits andauert hat. Soweit wir heute schon urtheilen können, stimmt dies auch mit den Thatsachen, insofern sehr entwickelte, artenreiche Gruppen des zoologischen Systems sich niemals aus rein parthenogenetischen Arten zusammensetzen. Im Thierreich sind vor Allem die Phyllopoden und Ostracoden unter den Krustern durch die Häufigkeit parthenogenetischer Fortpflanzung bekannt. Allein nur ganz vereinzelte Arten haben reine Parthenogenese, wie eben grade diese *Cypris reptans* und eine Reihe anderer *Cypris*-Arten. Unter den Phyllopoden ist mir nur *Limnadia Hermannii* bekannt, bei welcher noch niemals Männchen gefunden wurden, und grade diese Art scheint recht selten geworden zu sein. Bei den übrigen Arten mit Parthenogenese gibt es entweder neben rein parthenogenetischen Colonien auch solche, die aus beiden Geschlechtern bestehen, wie bei *Apus cancriformis*, oder es findet in denselben Colonien ein regelmässiger Wechsel parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Generationen statt, wie bei nahezu allen bekannten Arten von Daphniden. Die reiche Entwicklung dieser systematischen Gruppe hat also unausgesetzt unter dem die Variationen mischenden Einfluss der amphigonen Fortpflanzung gestanden. Ganz ebenso verhält es sich bei den Blattläusen,

den Rindenläusen, den Gallwespen. Alle diese Thiergruppen zeichnen sich durch einen grossen Reichthum an Arten aus, bei allen aber intervenirt stets von Zeit zu Zeit die Mischung der Individuen durch Befruchtung von Eiern, wenn auch nicht selten mehrere rein parthenogenetische Generationen die zweigeschlechtlichen von einander trennen.

Grade in dem zähen Festhalten der amphigonen Fortpflanzung bei solchen Arten, wie die Reblaus, scheint mir ein starker Hinweis auf die Richtigkeit meiner Ansicht von der Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung zu liegen. Wer freilich auch heute noch in der Befruchtung eine Erneuerung der „Lebenskraft“, eine „Verjüngung“ sucht, der braucht diese Auffassung der Amphigonie als ewig sprudelnden Quells erblicher individueller Variation nicht, um diese auffällige Beibehaltung der Amphigonie zu verstehen. Wer aber mit mir schon allein in den etwa vierzig auseinander hervorgezüchteten rein parthenogenetischen Generationen von *Cypris reptans* eine Widerlegung dieser „Verjüngungslehre“ erblickt, der wird schwerlich eine andere Erklärung für dieses zähe Festhalten auffinden können. Man erinnere sich nur an die Reblaus und ihre nächsten Verwandten, bei welchen alljährlich viele rein parthenogenetische Generationen aufeinander folgen und ungemessene Vervielfachung der Individuen hervorbringen, dann aber eine Geschlechtsgeneration auftritt, bestehend aus winzigen flügellosen Männchen und Weibchen ohne Mundwerkzeuge, die nichts zu leisten haben, als unmittelbar nach ihrer Geburt sich zu paaren und zusammen ein befruchtetes Ei zu liefern. Also nicht eine Vermehrung, sondern eine Verminderung der Individuen wird hier durch die geschlechtliche Fortpflanzung gesetzt, grade wie durch die Conjugation der niederen Einzelligen, und dennoch wird sie beibehalten. Es muss also doch wohl ein grosser Vortheil in ihrer Beibehaltung gelegen sein.

Sie kann aber verloren gehen, und wir können für jetzt nicht sagen, ob etwa augenblickliche Vortheile, welche reine Parthenogenese gewährte, im Stande waren, diese die An-

passungsfähigkeit der Art gewährleistende Einrichtung zu unterdrücken. Wir können nicht entfernt so tief in die Einzelheiten des Kampfes ums Dasein hineinsehen, um beurtheilen zu können, ob eine Art etwa in eine so kritische Lage versetzt werden kann, dass sie nur noch durch die möglichst intensive Vermehrung, wie solche durch Parthenogenese gesetzt wird, sich über Wasser halten kann. In einem solchen Fall würde dann die Amphigonie aufgegeben werden müssen, denn es bliebe nur die Wahl zwischen Untergang und Parthenogenese, und es würde dann gewissermaassen die Zukunft der Art ihrer augenblicklichen Erhaltung geopfert. Doch soll damit keineswegs gesagt sein, dass nur in dieser Weise der Ausfall geschlechtlicher Fortpflanzung sich verstehen lasse. Die Frage ist ja eben erst gestellt, wir können nicht beanspruchen, sie sofort auch befriedigend zu beantworten.

Es ist hier der Ort, noch kurz der Pflanzen zu gedenken. Leider liegen — soviel mir bekannt — bis jetzt noch keine weiteren Beobachtungen vor, welche uns bestimmt berechtigen, dieselben Vorgänge für die Reifung weiblicher und männlicher Sexualzellen bei den Pflanzen anzunehmen, welche für die Thiere jetzt nachgewiesen sind¹⁾. Strasburger und Andere haben allerdings schon vor Jahren Zelltheilungen an den Mutterzellen von beiderlei Fortpflanzungszellen kennen gelehrt, die den Reductionstheilungen der thierischen Mutterkeimzellen ähnlich sind. Ob aber auch hier eine Verdopplung der Idanten der zweimaligen Halbirung ihrer Anzahl vorhergeht, scheint noch unbekannt. Wenn man auch vermuthen darf, dass auch hier in irgend einer Weise dafür Sorge getragen ist, dass die Zahl der Ide halbart und dabei ihre Neugruppirung vorgesehen ist, so wird sich doch nicht vorhersagen lassen, ob dies Alles genau in derselben Weise vor sich geht, wie bei den Thieren. Man darf vielleicht sogar erwarten, dass hier

¹⁾ Die Untersuchungen von Guignard haben auch bei Pflanzen (*Lilium* u. a.) eine Reduction der Idanten auf die Hälfte sowohl für die männlichen als die weiblichen Keimzellen nachgewiesen; der Modus dieser Reduction aber scheint mir noch nicht zweifellos festgestellt. Vergl. Ann. scienc. nat. Bot. 1889. (Anmerk. zur Gesammtausgabe.)

Abweichungen von dem bei den Thieren üblichen Reductionsprocess vorkommen, welche den Sinn und die Bedeutung desselben noch schärfer hervortreten lassen werden.

Im Allgemeinen wird man aber erwarten dürfen, dass auch bei pflanzlicher Parthenogenese die Variationsbreite abnimmt und damit die Fähigkeit zur Umgestaltung der Arten durch Züchtungsprocesse. Umgestaltungen durch direkte Beeinflussung des Keimplasmas sind natürlich hier wie dort immer noch denkbar, aber wir wissen über solche, etwa aus klimatischen oder Ernährungs-Einflüssen hervorgehende Abänderungen des Keimplasmas zur Stunde noch so wenig, dass nicht zu sagen ist, wie weit sie etwa reichen.

Parthenogenese wurde noch vor zehn Jahren von den Botanikern überhaupt angezweifelt, dann wenigstens für ausnehmend selten gehalten und fast nur für Pflanzen anerkannt, die sich unter der Cultur des Menschen befinden, wie *Pteris eretica*, von denen man also eine gewisse Neigung zum Entarten annehmen konnte, oder die doch wenigstens der Regelung ihres Baues und ihre Lebensverrichtungen durch Naturzüchtung nicht mehr unterworfen waren. Jetzt betrachtet man eine ganze Gruppe von Pilzen, die Saprolegnien, welche einige Gattungen mit vielen Arten ausmachen, als rein parthenogenetisch. Auch viele Gattungen und Arten der Ascomyceten sollen sicher „nicht sexuell“ sein, die amphigone Fortpflanzung der Ascidiomyceten „ist sehr zweifelhaft“ und „die Basidiomyceten zeigen uns eine grosse gestaltenreiche Pflanzenfamilie mit Hunderten von Gattungen und Arten, die keine Spur von geschlechtlicher Fortpflanzung weder heute besitzen, noch wahrscheinlich jemals besaßen.“¹⁾

Wenn die letzte Angabe zutrifft, dann würde also bei den Basidiomyceten von Parthenogenese keine Rede sein können, denn diese setzt als ihre Wurzel amphigone Fortpflanzung bei den Vorfahren voraus. Parthenogenese heisst Jungfernzeugung und bedeutet die Entwicklungsfähigkeit weiblicher Keimzellen ohne Befruchtung; die Parthenogenese hat

¹⁾ Vergleiche: Vines in „Nature“ Nr. 1043, Vol. 40, p. 626. 1889.

sich aus der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung entwickelt durch Ausfall der Männchen und der männlichen Keimzellen; darüber kann nach unseren heutigen Kenntnissen ein Zweifel nicht mehr bestehen. Nicht jeder einzellige Keim ist seiner Phylogenese nach ein Ei. Man sollte diesen Unterschied zwischen Parthenogenese und „asexueller Fortpflanzung“ durch einzellige Keime jetzt auch auf botanischem Gebiet anerkennen und durchführen. Dies ist indessen, wie man aus vorstehendem Citat des Botanikers Vines ersieht, durchaus nicht geschehen, und so ist es auch nicht wohl möglich, aus der „asexuellen“ Fortpflanzung der genannten Pilze und der Thatsache ihrer phyletischen Entfaltung zu zahlreichen Gattungen und Arten sichere Schlüsse auf die durch Vererbung bedingte Variationsbreite bei parthenogenetischer Fortpflanzung zu ziehen. Die Lebensbedingungen der Pilze sind bekanntlich stark abweichend von denjenigen der meisten andern Pflanzen; es scheint nicht undenkbar, dass hiermit der Wegfall oder das Fehlen der Amphigonie zusammenhängt, indem diese Lebensbedingungen stärker, als es sonst der Fall ist, das Keimplasma selbst direkt beeinflussen und variabel machen könnten. Wir sehen ja Variabilität auch bei andern Pflanzen entstehen, wenn sie sehr günstigen Ernährungsbedingungen unterworfen werden. Doch soll den Untersuchungen der Botaniker mit dieser Vermuthung durchaus nicht vorgegriffen sein.

Entstehung des parthenogenetischen Eies aus dem befruchtungsbedürftigen.

Wie soeben schon gesagt wurde, muss die Parthenogenese aus der sexuellen Fortpflanzung hervorgegangen sein. Die parthenogenetisch sich entwickelnden Keime sind weibliche Keimzellen, welche die Fähigkeit erlangt haben, sich ohne Befruchtung zum neuen Organismus zu entwickeln. Es handelt sich jetzt noch darum, zu untersuchen, auf welchem Wege dies geschehen ist.

Ich möchte zunächst noch einmal an die Gonoplastiden-

Theorie erinnern, deren Princip sich zwar als unhaltbar erwiesen hat, welche aber dennoch eine richtige Anschauung enthält, wenigstens in der Form, welche ihr von Balfour gegeben wurde. Dieser gedankenreiche Forscher sprach sich dahin aus, es möchte die Einrichtung der Richtungskörper aus dem Grunde von der Natur eingeführt worden sein, damit dadurch Parthenogenese verhütet werde. Er stellte sich also vor, dass Parthenogenese eintreten würde, falls die Richtungskörper — nach ihm das „männliche Princip“ — im Ei verblieben. Wenn nun auch die Sache sich wohl etwas anders verhält, insofern die Richtungstheilungen des Eies zunächst eine Anpassung an die Befruchtung waren, so haben sie doch zugleich die Wirkung, die Entwicklungsfähigkeit des Eies zu hemmen, und man kann in gewissem Sinne sagen, ihr Austritt verhüte die parthenogenetische Entwicklung des Eies. Allerdings wissen wir heute, dass auch bei parthenogenetischen Eiern ein Richtungskörper entfernt wird, und der Unterschied vom befruchtungsbedürftigen Ei liegt in der Ausstossung des zweiten Richtungskörpers; aber es bleibt doch immer der richtige Gedanke, dass Etwas aus dem Ei entfernt wird, was zu seiner Entwicklungsfähigkeit nothwendig ist. Nach unsern heutigen Vorstellungen ist dies nicht ein unbekanntes „männliches Princip“, sondern ein gewisses Quantum von Keimplasma.

Wenn wir daher untersuchen wollen, auf welchem Wege wohl das seit den ältesten Zeiten der vielzelligen Wesen befruchtungsbedürftige Ei zu parthenogenetischer Entwicklung fähig gemacht worden ist, so liegt der Gedanke am nächsten, es möchte dies durch Unterdrückung der zweiten Richtungstheilung herbeigeführt worden sein. In diesem Falle würde die erste Richtungstheilung die Herabsetzung der vorher auf's Doppelte vermehrten Idanten auf ihre Normalziffer bewirken, und wenn nun die zweite Richtungstheilung unterbleibt, so behält die Eizelle genau so viele Kernsubstanz, als sie enthalten würde, wenn nach Eintritt der zweiten Richtungstheilung Befruchtung erfolgt wäre. Da nun regel-

mässig parthenogenetische Eier stets nur einen Richtungskörper bilden, so kann diese Vermuthung einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit beanspruchen. Dennoch liegen That-sachen vor, welche beweisen, dass Parthenogenese noch auf einem andern Wege erreicht werden kann.

Bekanntlich hat Blochmann für die Eier der Bienen, welche in Drohnenzellen abgelegt worden waren, denselben Verlauf der Eireifung beobachtet, wie für die Eier aus weiblichen Zellen. Bei beiden erfolgt die Bildung von zwei Richtungskernen, bei beiden also wird die Kernsubstanz zwei Mal hinter einander halbt. Dennoch entwickelt sich der aus der zweiten Theilung hervorgehende Eikern auch bei den unbefruchtet bleibenden männlichen Eiern zum Keimkern, während er bei den weiblichen Eiern erst nach seiner Vereinigung mit dem Kern der befruchtenden Samenzelle fähig wird, die Embryogenese einzuleiten.

Aehnlich verhält es sich bei den Eiern solcher Schmetterlinge, welche zwar in ihrer überwiegenden Majorität befruchtungsbedürftig sind, welche aber in einzelnen Fällen sich parthenogenetisch entwickeln. Platner fand bei *Liparis dispar*, dass solche Eier ganz ebenso wie die befruchtungsbedürftigen zwei primäre Richtungskörper bilden.

Daraus geht hervor, dass Parthenogenese auch dann noch möglich ist, wenn die Quantität des Keimplasmas im Ei auf die Hälfte vermindert wurde. Rolph bezog seinerzeit Parthenogenese auf bessere Ernährung; Strasburger vermuthete, indem er diesen Gedanken der inzwischen erkannten Bedeutung der Kernsubstanz anpasste, es möchten „besonders günstige Ernährungsbedingungen dem Mangel an Nucleo-Idioplasmata entgegenwirken“. Er nahm an, dass das Nucleoplasma auch bei parthenogenetischen Eiern allgemein auf die Hälfte reducirt werde und dass „der auf die Hälfte reducirte Eikern nicht vermöge, die Entwicklungsvorgänge im Zellkörper anzuregen“. Ich selbst sprach es bestimmt aus, dass grade auch bei der exceptionellen Parthenogenese einzelner Eier der Unterschied zwischen Eiern, die zur Parthenogenese fähig

sind, und solchen, die es nicht sind, nicht ein qualitativer, sondern ein quantitativer sein muss.¹⁾ Ich schloss aus den Verhältnissen bei exceptioneller Parthenogenese, dass eine bestimmte Menge von Keimplasma im Eikern enthalten sein muss, wenn er im Stande sein soll, die Embryogenese einzuleiten und durchzuführen, und dass bei exceptioneller Parthenogenese die halbe im Ei zurückbleibende Keimplasmanmenge ungewöhnlicherweise die Fähigkeit besitze, wieder auf's Doppelte heranzuwachsen. Es ist mir wohl bekannt, dass manche seither aufgefundene Thatsachen dieser Annahme im Wege zu stehen scheinen, allein ich glaube, dass dies nur ein Schein ist. So könnte man meiner Ansicht die zwei Varietäten von *Ascaris megalocephala* entgegenhalten, von welchen die eine zwei Kernstäbchen im Furchungskern enthält, die andere deren vier. Man könnte daraus schliessen wollen, dass die Masse der Kernsubstanz nicht den Eintritt der Entwicklung bedinge, sondern irgend etwas Anderes, etwa die „Attractions-sphären“ und die in ihnen liegenden, von E. van Beneden entdeckten Centrankörperchen, die „Centrosomen“ Boveri's. Ich bestreite nicht die Bedeutung dieser merkwürdigen Körperchen für den Eintritt der Kerntheilung, aber wissen wir, woher sie kommen und ob nicht grade sie wieder ihrerseits vom Kern-Idioplasma bestimmt werden?

Ich halte dies nicht nur für möglich, sondern sogar für wahrscheinlich. Die Verschiedenheiten in der Embryogenese zweier verwandter Arten beruhen nicht allein auf verschiedener Differenzirung der einzelnen den Körper aufbauenden Zellen, sondern ebensosehr auch auf ihrer Zahl und der relativen und absoluten Zellenzahl der Körpertheile. Ein und derselbe Körpertheil sei bei der einen Art lang, bei der andern kurz, so gehen bei der ersten mehr Zellen in den Bau desselben ein, als bei der zweiten, oder mit anderen Worten: die Stärke der Zellvermehrung der ersten Embryonalzellen dieses Körpertheils ist bei der einen Art grösser als bei der zweiten. Wenn nun dieser Zelltheilungs-Modus durch

¹⁾ „Continuität des Keimplasmas“, Jena 1885, p. 90.

die specifische Natur des betreffenden Centrosomas jener Anlagezellen bestimmt wird, so würde also die Embryogenese in ihrer Qualität sehr wesentlich bestimmt durch das Centrosoma, d. h. durch einen Theil, der im Zellkörper liegt und den man bisher auch als einen Theil des Zellkörpers aufgefasst hat.

Wir wissen nicht, ob dies so ist; möglicherweise könnte das Centrosoma ursprünglich aus dem Kern stammen. Aber gesetzt auch, dasselbe sei nicht nur nach Lage, sondern auch nach Ursprung ein Theil des Zellkörpers, so werden wir doch seine Thätigkeit in Abhängigkeit vom Kern und der Kernsubstanz denken müssen. Die Centrosomen sind der bewegende, also der Haupttheil des merkwürdigen Mechanismus, der die Kerntheilung besorgt. Ist derselbe einmal in Thätigkeit, so vollzieht er die Theilung in vorgeschriebener Weise, wie eine Spinnmaschine, die ihre Hunderte von Fäden dreht; dass aber der Apparat in Bewegung gesetzt wird, hängt nicht von ihm, sondern hängt offenbar von inneren Zuständen der Zelle ab, die eine Rückwirkung auf den Theilungsapparat haben und ihn in den Zustand versetzen, in welchem er zur Thätigkeit übergehen muss. Wie wollte man es anders verstehen, dass das Centrosoma zwar, wie Flemming neuerdings zeigt, immer im Zellkörper vorhanden ist, aber nur periodisch zur Kerntheilung schreitet? Nun werden aber, wie wir wissen, die inneren Zustände der Zelle in erster Linie ihrer Qualität nach von der Kernsubstanz bestimmt, folglich muss auch das Centrosoma und der von ihm geleitete Theilungs-Apparat in letzter Instanz von der Kernsubstanz in Bewegung gesetzt und der Rhythmus der Zelltheilung von dieser den ganzen Aufbau des Organismus beherrschenden Substanz bestimmt werden. Wäre es anders, so wäre diese Substanz keine Vererbungssubstanz¹⁾.

¹⁾ Mit dieser Ansicht stimmt sehr gut die neueste Beobachtung Fol's, nach welcher die Centrosomen der Ei- und Samenzelle sich bei der Befruchtung theilen, um sich dann halb und halb zu vereinigen und

So wenig wir also auch zur Stunde über die im Innern der Zelle zwischen Kern und Zellkörper und wieder zwischen diesem und dem Centrosoma sich abspielenden Vorgänge im Einzelnen wissen, so viel, glaube ich, darf doch als sicher betrachtet werden, dass Alles, was in der Zelle geschieht, einschliesslich den Rhythmus und die Qualität der Vermehrung, von der Kernsubstanz abhängt. Ist dies aber so, dann kann auch die Quantität dieser Kernsubstanz keine gleichgültige Sache sein, und es muss ein Minimum derselben geben, unterhalb dessen die Beherrschung der Lebensvorgänge der Zelle nicht mehr vollständig erfolgen kann. Ist dies aber richtig, dann werden wir auch berechtigt sein, die exceptionelle Parthenogenese durch die Annahme zu erklären, das Kernplasma einzelner Eier einer Art besitze das Vermögen des Wachstums in grösserem Maasse als die Majorität derselben, oder in dem Falle der Biene, jedes Ei besitze die Fähigkeit, sein auf die Hälfte reducirtes Kernplasma, wenn es nicht durch Befruchtung wieder auf das Normalmaass gebracht wird, durch Wachstum wieder auf die doppelte Masse zu bringen.

Diese Erklärung stimmt auf das Schönste mit allen That-
sachen, soweit ich sie übersehe, ganz besonders auch mit der schon in früherer Zeit von verschiedenen Forschern gemachten Beobachtung, dass unbefruchtete Eier verschiedener Thierarten, z. B. des Seidenschmetterlings, häufig zwar in Embryonalentwicklung eintreten, sie aber nicht zu Ende führen,

so die beiden Polkörper der ersten Furchungsspindel zu bilden. Vergl. Fol: „La quadrille des Centres“, Genève 1891. Uebrigens enthält diese Beobachtung nichts Ueberraschendes, da hier nichts Anderes geschieht, als was jeder Kerntheilung vorausgeht: die Verdopplung des Centrosomas. Die beiden Geschlechtskerne verhalten sich hierin ganz wie selbstständige Kerne, wie sie denn auch bei manchen Arten auch äusserlich noch lange ihre Selbstständigkeit behalten, indem die Verschmelzung zu einem einzigen Kern erst in späteren Furchungsstadien erfolgt. Brieflich mir mitgetheilte Beobachtungen von Dr. Ischikawa an Cyclopiden und unabhängig davon angestellte Beobachtungen meines Assistenten Herrn Dr. Häcker's an denselben Thieren bezeugen dies.

sondern auf einem früheren oder späteren Stadium stehen bleiben. Dies wird sofort verständlich, wenn man die Beherrschung der Zelle von der Quantität des Kernplasmas abhängig denkt. Je nachdem das durch Ausstossung der beiden Richtungszellen auf die Hälfte herabgesetzte Keimplasma eine geringere oder eine stärkere Wachsthumskraft besitzt, genügt das Quantum an Keimplasma zwar zur Anregung der ersten Theilungen der Eizelle, nicht aber zur Durchführung der ganzen Embryogenese, oder aber es genügt dazu. In einer früheren Schrift¹⁾ habe ich dies theoretisch verständlich zu machen gesucht und verweise auf jene Stelle. Hier aber möchte ich noch hinzufügen, dass ich seither mich selbst davon überzeugt habe, dass die Angaben, auf welchen ich dabei fusste, richtig sind. Ich habe in Gemeinschaft mit Herrn Dr. Ischikawa verschiedene Schmetterlingseier, welche unbefruchtet geblieben waren, auf ihre Entwicklungsfähigkeit untersucht und konnte beobachten, dass in der That einzelne Eier in die Embryogenese eintreten, dass von diesen aber die meisten auf einem früheren oder späteren Stadium stehen bleiben und nur ganz wenige es bis zur vollen Ausbildung des Räumchens bringen. So erhielten wir von vielen (etwa 100) unbefruchteten Eiern von *Agria Tau* nur ein völlig ausgebildetes Räumchen, viele Eier schrumpften nach wenigen Tagen, andere aber blieben prall, und diese zeigten dann meist eine grössere Anzahl von Blastodermzellen im Dotter, entwickelten sich sehr langsam und wohl auch²⁾ unregelmässig weiter, und hielten sich so einen ganzen Monat lang, bis auch sie schrumpften und zu Grunde gingen. Die Eier ein und desselben Weibchens also sind in Bezug auf ihre Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwicklung graduell verschieden, und da diese individuelle Verschiedenheit nicht im Dotter liegen kann, insofern derselbe als Ernährungsstoff bei

¹⁾ Aufsatz IV, p. 283.

²⁾ Die Untersuchung war nicht auf die Embryogenese im Einzelnen gerichtet.

allen Eiern in gleicher Weise und in gleichem Ueberfluss vorhanden ist, so wird sie wohl auf einen Unterschied in der Wachsthumsschnelligkeit des Keimplasmas bezogen werden dürfen; wenigstens wüsste ich nicht anzugeben, auf welches andere Moment man sie beziehen könnte.

Damit ist indessen nicht gesagt, dass Parthenogenese nicht auch auf dem zuerst angedeuteten Wege der Unterdrückung der zweiten Richtungstheilung entstanden sein könnte. Ich möchte vielmehr glauben, dass regelmässige Parthenogenese immer auf diesem Wege entstanden ist, da sonst der Wegfall der zweiten Richtungstheilung hier kein so allgemeiner und ausnahmsloser sein könnte. Bei facultativer Parthenogenese aber konnte dieser Weg nicht eingeschlagen werden, weil dasselbe Ei, welches zur parthenogenetischen Entwicklung befähigt war, doch auch befruchtungsfähig bleiben sollte. Dazu aber gehörte die Reduction des Keimplasmas, wie sie durch die zweite Richtungstheilung gesetzt wird. Sollte einmal Parthenogenese möglich gemacht, daneben aber die Befruchtungsfähigkeit beibehalten werden, so blieb nichts übrig, als den gewöhnlichen Gang der Eireifung beizubehalten, die im Ei zurückbleibende Hälfte des Keimplasmas aber mit erhöhter Wachsthumsfähigkeit auszustatten.





III. AMPHIMIXIS ALS CONJUGATION UND BEFRUCHTUNG.

Thatsachen der Conjugation.

Schon seit langer Zeit hat man die Conjugation der Einzelligen der geschlechtlichen Fortpflanzung der Vielzelligen verglichen und mehr oder weniger ihr gleichgestellt. Es lag ja auch nahe, das mehr oder weniger vollständige Verschmelzen zweier einzelligen Wesen dem Verschmelzen der beiden Geschlechtszellen der Vielzelligen zu vergleichen und in beiden den im Wesentlichen gleichen Vorgang zu vermuthen. Man fand sich in dieser Vermuthung nur bestärkt, als die Beobachtung zu lehren schien, dass die Fortpflanzung durch Zweitheilung bei den Einzelligen nicht unbegrenzt andauern kann, ohne dass Conjugation von Zeit zu Zeit stattfindet. Man dachte sich die Conjugation als einen „befruchtenden“ Vorgang, der dem Organismus wieder von Neuem die im Erlöschen begriffene Fähigkeit der Zweitheilung verleihe, und zwar auf viele Theilungen zugleich, ganz ähnlich, wie ja auch durch die Befruchtung bei den Vielzelligen ein auf viele Zellgenerationen hinaus anhaltender Vermehrungsprocess der Zellen, die Embryogenese, ermöglicht werde. Das Zellmaterial, welches hier zum Aufbau des vielzelligen Organismus ver-

wandt werde, das erscheine dort als Succession zahlreicher Generationen von Einzelligen, in beiden Fällen aber beruhe die Fähigkeit zu einer solchen Zellvermehrung auf dem Vorausgehen einer solchen Zellverschmelzung, durch welche eben erst die lebendige Kraft zu Tage trete, welche die Fortpflanzung ermögliche.

So etwa hätten sich die Vorstellungen formuliren lassen, welche sich in den Biologen des vorvorigen Jahrzehnts — natürlich mit verschiedentlichen Abweichungen — ausgebildet hatten. Auch die bahnbrechenden Entdeckungen Bütschli's über die Conjugation der Infusorien änderte daran nichts Wesentliches, wenn sie auch in den damals noch recht räthselhaften Umwandlungen der Kerne eine Erscheinung kennen lehrten, zu welcher ein Analogon in den Erscheinungen der Befruchtung noch nicht bekannt war.

Heute ist dieses Analogon — dank in erster Linie den Forschungen der Brüder Hertwig, Fol's und E. van Beneden's — gefunden, und wir dürfen die Zusammenstellung von Conjugation und Befruchtung als vollkommen gerechtfertigt anerkennen, und zwar mit um so grösserer Sicherheit, als nun auch die von Bütschli begonnenen Forschungen über die Conjugation der Infusorien durch die vorzüglichen Arbeiten mehrerer Forscher, durch Balbiani, Engelmann, Gruber und R. Hertwig, vor Allem aber durch die umfassenden und bewunderungswürdigen Arbeiten von Maupas¹⁾ zu hoher Klarheit geführt haben.

¹⁾ Man würde die schönen Untersuchungen von Maupas mit noch reinerer Freude lesen, wenn sie nicht öfters mit Ausfällen gegen Diejenigen durchsetzt wären, welche vor ihm auf diesem Gebiete gearbeitet haben. Er sollte nicht vergessen haben, dass Irrthum auch den Besten unvermeidlich ist, dass es das Schicksal jeder, auch der vortrefflichsten Arbeit ist, von einer späteren überflügelt zu werden, ja dass grade darauf der ganze Fortschritt der Wissenschaft beruht. Man kann die Irrthümer seiner Vorgänger verbessern, ohne doch das Bewusstsein zu verlieren, auf ihren Schultern zu stehen. Dass man weiter kommt als sie, ist zum guten Theil grade ihr Verdienst, indem sie den Nachfolger auf eine

Wenn aber auch jetzt die Uebereinstimmung von Befruchtungs- und Conjugationsvorgängen mit Sicherheit behauptet werden darf und sich insofern die Ahnungen einer früheren Zeit in diesem allgemeinen Sinn bestätigen, so können doch, nach meiner Ansicht wenigstens, die früher gehegten Vorstellungen über die tiefere Bedeutung dieser beiden Vorgänge nicht mehr beibehalten werden, und sowohl Conjugation als Befruchtung erscheinen in einem ganz andern Lichte, wenn wir das, was wir heute über die sie ausmachenden sichtbaren Vorgänge wissen, unbefangen und mit Zurücklassung altererbter Vorurtheile ansehen und vergleichen. Wechselseitig wirft der eine Vorgang Licht auf den andern, und der eigentliche Sinn beider wird erst dadurch völlig klar.

Ich erinnere zuerst kurz an die Thatsachen der Conjugation, wie sie durch Maupas sichergestellt und durch R. Hertwig in höchst werthvoller Weise bestätigt und erweitert worden sind, indem ich die Kernveränderungen, welche bei *Paramecium caudatum* die Conjugation begleiten, in einigen frei nach Maupas gezeichneten Stadien hier beilege (Fig. 11). *M* bedeutet Macronucleus, *m* Micronucleus, *m*¹ und *m*² in Fig. 3 bedeuten die beiden Tochterkerne, die aus der ersten Theilung des Micronucleus hervorgehen, *m*¹⁻⁴ in Fig. 4 die vier Enkelkerne desselben, wie sie die Theilung dieser Tochterkerne hervorbringt. In Fig. 5 sind drei von diesen bereits in Auflösung begriffen (*m*¹⁻³), während der vierte (*m*⁴) abermals zur Theilungsspindel ausgezogen ist, um sich in die beiden Copulationskerne *cop*¹ und *cop*² zu theilen. Fig. 6 zeigt das Hinüberwandern des männlichen Copulationskerns jeden Thieres in das andere, und Fig. 7 die Vereinigung je eines männlichen und weiblichen Kerns zum Keimkern (*Kk*).

Noch deutlicher tritt das Wesentliche an diesen Vorgängen hervor, wenn man das umstehende Schema der Veränderungen

höhere Basis gestellt haben, als die war, von der sie selbst ausgingen, und es ist ein schlechter Dank, sie dafür als „oberflächlich“, „ungenau“ u. s. w. hinzustellen.

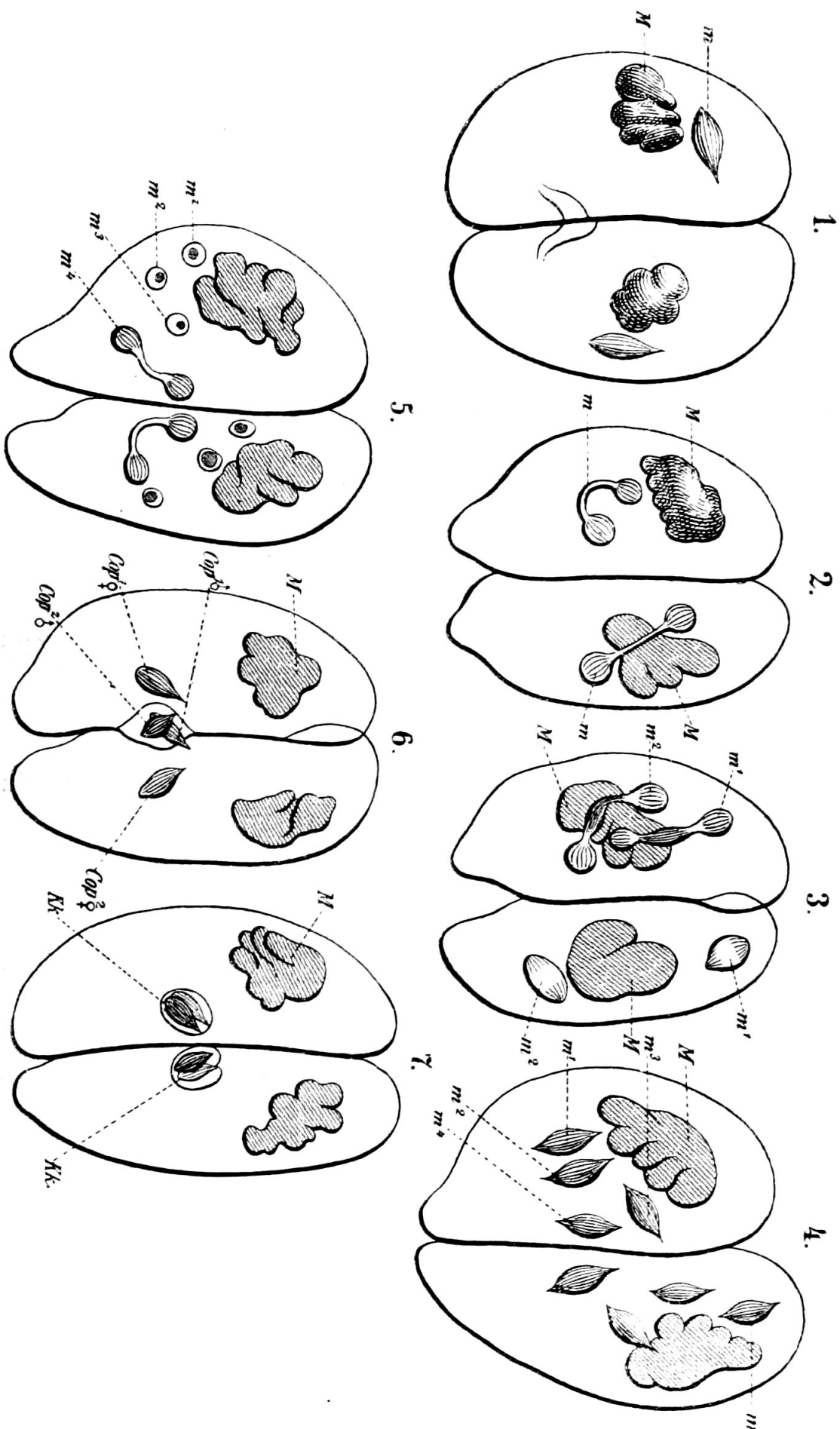


Fig. 11. Conjugation von *Paramecium caudatum*, frei nach Maupas.
M = Macronucleus. *m* = Micronucleus. *Cop* = Copulationskern. *Kk* = Keimkern.

des Micronucleus betrachtet, welches Maupas von Colpidium truncatum gegeben hat. Fig. 12 stellt die Kernveränderungen innerhalb zweier sich conjugirender Individuen dieses In-

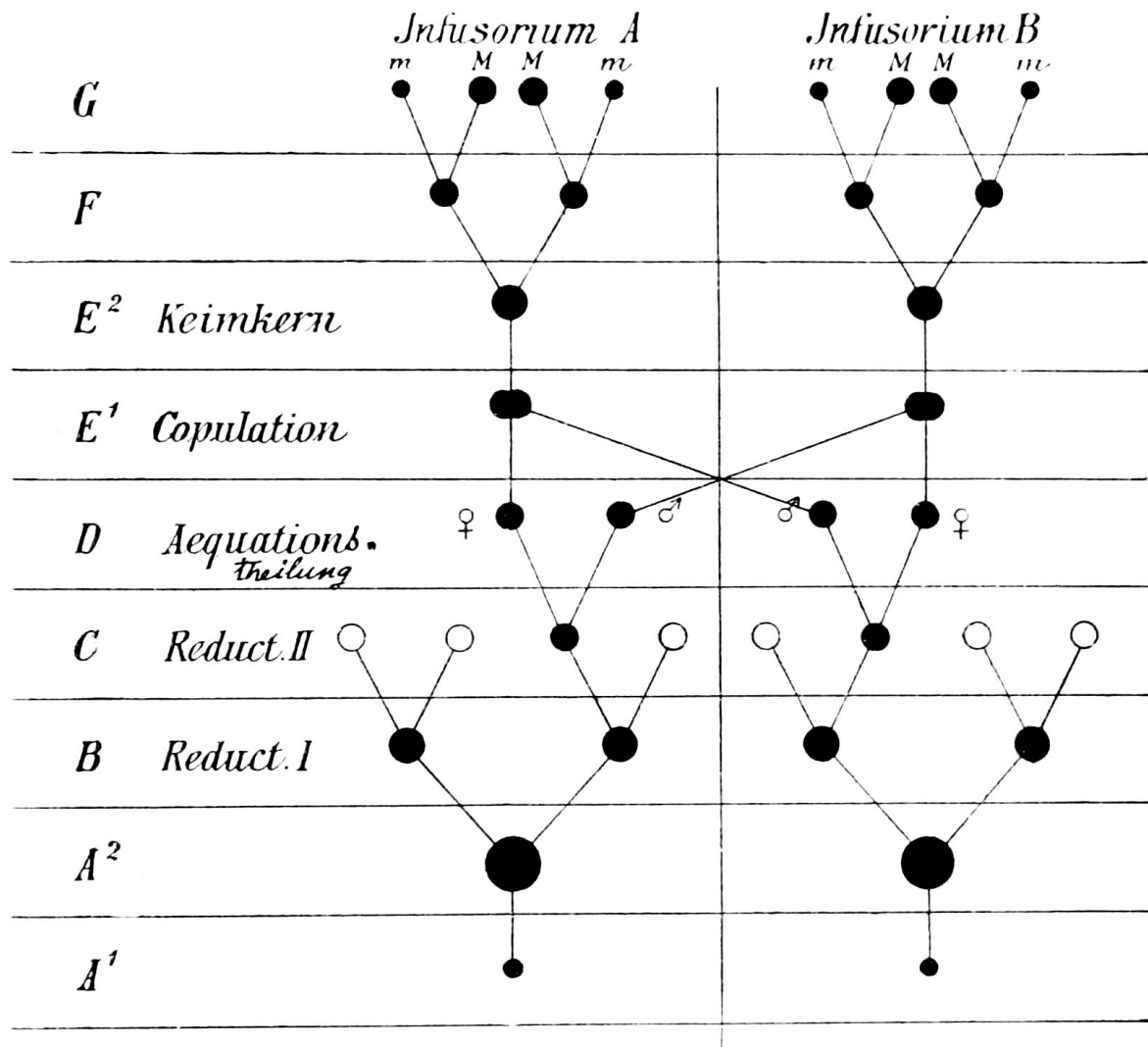


Fig. 12. Schema der Veränderungen des Micronucleus bei der Conjugation eines ciliaten Infusoriums, nach dem von Maupas für Colpidium truncatum gegebenen Schema.

fusoriums rein schematisch dar. Die schwarzen Flecke bedeuten persistirende Kerne, die hellen solche, die sich auflösen und zu Grunde gehen. In beiden Thieren spielen sich genau die gleichen Vorgänge ab. Der Micronucleus wächst zuerst

von seiner früheren Kleinheit (A^1) zu bedeutenderem Umfang heran und ist in Stadium A^2 zu einer ersten Theilung bereit, die die beiden Kerne des Stadiums B hervorbringt. Jeder dieser Tochterkerne theilt sich dann nochmals, und so entstehen die vier Enkelkerne des Stadiums C . Von diesen gehen drei zu Grunde, indem sie sich auflösen, und nur einer theilt sich nochmals und bringt so zwei Kerne hervor, die dem Sperma- und dem Eikern der Metazoen zu vergleichen sind. Man kann sie als männlichen und weiblichen Copulationskern bezeichnen und unter dem männlichen denjenigen verstehen, der aus dem Thier, welchem er bisher angehörte, hinüberwandert in das andere Thier, um dort mit dem weiblichen Copulationskern desselben zu verschmelzen. So entsteht das Stadium E des Schemas: der „mixotische Kern“¹⁾, das Analogon des „Keimkerns“ bei der Befruchtung.

Während der alte Macronucleus zerfällt und sich auflöst, gehen aus diesem „Keimkern“ nun durch zweimalige Theilung (Stadium F und G) zwei neue Macro- und zwei neue Micro-nuclei hervor, die Einleitung zu der nun eintretenden ersten Zweitheilung des ganzen Thieres.

Das Wesentliche des Vorgangs ist die Vereinigung gleicher Mengen von Kernsubstanz aus jedem der beiden Thiere in jedem, und die Ausbildung dieser aus zwei Individuen stammenden Kernsubstanzen zu den jedes der Exconjugirten beherrschenden Kernen. Dies stimmt insoweit mit dem Befruchtungsvorgang, als auch bei diesem zwei aus verschiedenen Individuen stammende, der Masse nach gleiche Kernsubstanzen sich zu einem neuen Keimkern vereinigen. Da wir einmal wissen, dass die „Kernsubstanz“ das leitende Princip der Zelle ist, das Nägeli'sche „Idioplasma“, die Vererbungssubstanz, so werden wir sagen dürfen, dass sowohl Conjugation als Befruchtung im Wesentlichen nichts Anderes sind als eine Ver-

¹⁾ Unter einem „mixotischen“ Kern verstehe ich einen durch Amphimixis entstandenen, also einen Kern, der zu gleichen Theilen aus dem Idioplasma zweier Individuen besteht.

mischung der Vererbungssubstanz zweier Individuen. Es sei mir gestattet, für diesen Vorgang der Idioplasma-Vermischung zweier Individuen den besonderen Namen der Amphimixis einzuführen. Die Nützlichkeit, ja die Nothwendigkeit einer solchen besonderen Bezeichnung wird sich bald herausstellen. Fassen wir zunächst nur die direkt beobachtbaren Erscheinungen ins Auge, so ergeben sich neben der schon betonten Uebereinstimmung der beiden Formen der Amphimixis in den Grundzügen doch auch nicht unbedeutende Verschiedenheiten zwischen Conjugation und Befruchtung.

Diese liegen schon darin, dass bei den Infusorien, deren Conjugation wir am besten kennen, zwei Arten von Kernen vorkommen, ein sogenannter Macronucleus und ein Micronucleus. Man hat dem Ersteren die Leitung der vegetativen Functionen zugeschrieben, den Letztern als den „Fortpflanzungskern“ bezeichnet. Sicher ist, dass beide Kerne aus demselben Material hervorgehen, nämlich aus dem mixotischen Kern des exconjugirten Thieres, dem Keimkern. Es ist also gewiss richtig, dass ihre Differenzirung auf dem Princip der Arbeitstheilung beruht, und Maupas wird wohl auch die Bedeutung des Macronucleus nahezu treffen, wenn er ihn dem „bon fonctionnement des organes de la vie végétative et à la forme individuelle“ vorstehen lässt, eine Auffassung, die sich mit der von Bütschli, Gruber und Hertwig nicht vollständig deckt, indem diese ihn bloß als den „Stoffwechselkern“ bezeichnen. Der Micronucleus dient, wie die Thatsachen lehren, in erster Linie der Amphimixis, denn nur aus seiner Substanz bilden sich die Copulationskerne. Schwerlich werden wir indessen seine Thätigkeit darauf beschränkt denken dürfen. Mehrere Thatsachen scheinen dafür zu sprechen, dass er auch ausserhalb der Conjugationsperiode eine Function hat. Bei vielen Arten kommt er nicht in der Einzahl vor, sondern es finden sich regelmässig zwei Micronuclei während der ganzen Theilungsperiode, obwohl bei der Conjugation nur einer von Beiden verwendet wird, der andre

aber sich auflöst. Bei andern Arten kommen mehrere Micronuclei vor, ja bei *Stentor Roeselii* finden sich achtundzwanzig in regelmässiger Vertheilung durch das ganze Thier. Dies weist darauf hin, dass während der Vermehrungsperiode des Infusoriums die Masse seines Idioplasmas grösser sein muss, als während der Conjugationsperiode, und dieses wiederum deutet auf eine Thätigkeit während der Fortpflanzungsperiode hin. Welcher Art diese ist, weiss ich nicht und möchte auch keine Vermuthung darüber äussern, da diese Frage hier nicht wesentlich in Betracht kommt. Soviel steht fest, dass in Bezug auf die Conjugation die Micronuclei die Continuität des Keimplasmas vermitteln. Bei den Metazoen wird dieselbe nach meiner Ansicht in vielen Fällen nicht so direkt hergestellt, sondern, wie ich glaube, durch unsichtbar kleine Mengen von Keimplasma, welche vom Ei her gewissen somatischen Zellen beigemengt sind. Bei ihnen kann diese Zurücklegung nur erschlossen werden, hier wird thatsächlich in einer der Beobachtung zugänglichen Weise ein Theil des Idioplasmas in Form der Micronuclei für die Verwendung der nächsten Generation zurückgelegt. Diese Kernsubstanz des Micronucleus allein ist unsterblich, d. h. sie setzt die Lebensbewegung ins Unbegrenzte fort, nicht so die des Macronucleus, die sich vielmehr in dieser Beziehung wesentlich anders verhält.

Wie bei den Metazoen der gesammte Zellenbau des Körpers (Soma) sich durch die Lebensprocesse abnützt und einem natürlichen Tode verfällt, so kann auch der Macronucleus der Infusorien nicht auf unbegrenzte Generationsfolgen hinaus weiter funktioniren, sondern muss von Zeit zu Zeit erneuert werden, und zwar wird er, wie wir gesehen haben, aus dem Keimkern neu gebildet, der durch die Amphimixis der beiden Copulationskerne entsteht. Während der Bildung eines neuen Macronucleus zerfällt der alte und löst sich auf. Das sind Vorgänge, die ein Analogon bei der Befruchtung nicht haben. Auf ihre tiefere Bedeutung werde ich später zurückkommen.

Ein weiterer Unterschied zwischen Befruchtung und Conjugation besteht darin, dass die Copulationskerne der Infusorien aus dreimaliger Kerntheilung des Micronucleus hervorgehen, während die Kerne der Ei- und der Samenzellen der Metazoen bloß aus zweimaliger Theilung der Mutterzelle sich ableiten.

Deutung der Erscheinungen.

Es scheint vielleicht sehr gewagt, die soeben hervorgehobenen Unterschiede und Uebereinstimmungen zwischen den beiden Formen der Amphimixis heute schon in ihrer Bedeutung ergründen zu wollen; allein ich möchte das Wagniss unternehmen, sei es auch nur, um dadurch der weiteren Forschung eine bestimmte Richtung zu geben. Wenn ich meine in den früheren Abschnitten entwickelten theoretischen Vorstellungen von Befruchtung und Vererbung zu Grunde lege, so glaube ich nicht, dass wir auf alle Einsicht in die Vorgänge der Conjugation, wie wir sie heute kennen, zu verzichten brauchen, jedenfalls glaube ich, dass die weitere Forschung sehr viel fruchtbarer werden wird, wenn man irgend eine bestimmte Deutung der Vorgänge zu prüfen unternimmt, als wenn man beobachtet, ohne zu wissen, was man sucht.

Schon vielfach sind die vorbereiteten Theilungen des Micronucleus der Bildung der Richtungskörper bei den thierischen Eiern verglichen worden. Wenn man die beiden Vorgänge nur ihrer physiologischen Bedeutung nach ins Auge fasst, so ist dieser Vergleich sicherlich zutreffend, wenn man aber die einzelnen Phasen homologisirt¹⁾ und für morphologisch gleichwerthig erklärt, so ist er unrichtig, da Homologien auf gleicher Abstammung zweier Lebensformen beruhen, Niemand aber glauben wird, dass die höheren Thiere von den ciliaten Infusorien abstammen. Die Form der Conjugation,

¹⁾ Vergleiche z. B. A. Giard, „Sur les globules polaires et les Homologues de ces éléments chez les infusoires ciliés“. Paris 1890.

die die Letzteren aufweisen, ist wohl schon weit entfernt von der einfachsten Form derselben, wie sie bei niederen Einzelligen vorkommt, und ein direkter Zusammenhang zwischen der Conjugation der Ciliaten und der geschlechtlichen Fortpflanzung der Metazoen kann nicht angenommen werden. Damit fällt jede Homologisirung der einzelnen Phasen dieser beiden Formen der Amphimixis, wenn auch der Vorgang in seinen Grundzügen sicherlich homologisirbar ist, da er aus derselben Wurzel, der Conjugation niederster Lebewesen hervorgewachsen ist.

Wenn nun aber dennoch — wie ich zu zeigen suchen werde — auch viele der Einzelvorgänge bei beiden Formen einander der Bedeutung nach entsprechen, so zeigt das von Neuem, wie tiefgreifend diese Bedeutung sein muss, denn nicht gemeinsame Abstammung hat hier die gleichen Vorgänge hervorgerufen, sondern die physiologische Nothwendigkeit, etwa so wie die von Semper¹⁾ auf dem Rücken gewisser Landschnecken (*Onchidium*) entdeckten Augen nicht deshalb in ihrem Bau mit Wirbelthier-Augen übereinstimmen, weil diese Schnecken von Wirbelthieren stammten, sondern weil die geforderte Leistung des Auges auf Grundlage der Natur des Lichtes und der histologischen Beschaffenheit des Schnecken-Rückens einen solchen Bau bedingte.

Als Grundlage meiner Deutung der die Amphimixis einleitenden Kerntheilungen betrachte ich die Thatsache, dass der Micronucleus der Infusorien Kernstäbchen oder Idanten besitzt, eine Thatsache, die wir Pfitzner²⁾, R. Bergh³⁾, Maupas und Balbiani⁴⁾ verdanken. Damit ist es festgestellt, dass der Bau des Idioplasmas bei den In-

1) C. Semper, „Ueber Schneckenaugen vom Wirbelthiertypus“.

2) Pfitzner, „Zur Kenntniss der Kerntheilung von *Opalina ranarum*“. Morph. Jahrbuch Bd. XI, p. 454. 1886.

3) R. Bergh, „Recherches sur les noyaux de l'*Urostyla*“. Liège 1889.

4) Balbiani, „Sur la structure intime du noyau de *Loxophyllum meleagris*“. Zool. Anzeiger Nr. 329 u. 330. 1890.

fusorien übereinstimmt mit dem der Metazoen, und wir sind berechtigt, die Vorstellungen, die wir bei diesen Letzteren von seinem Verhalten und seiner Bedeutung gewonnen haben, auf diese Protozoen zu übertragen, vor Allem die Vorstellung von der individuellen Verschiedenheit der Idanten eines Kerns.

Bei der von R. Bergh untersuchten *Urostyla grandis* sind in der Spindel des in Theilung begriffenen Micronucleus neun stäbchenförmige Idanten zu sehen (a. a. O. Fig. 9). Da nur die eine Seite der Spindel gezeichnet ist, so wird die Gesamtzahl der Idanten etwa achtzehn betragen. Es wird nun von allen Beobachtern der Conjugationserscheinungen übereinstimmend hervorgehoben, dass die erste Vorbereitung des Micronucleus zur Conjugation in einer bedeutenden Vergrößerung bestehe.¹⁾ Maupas²⁾ gibt eine Reihe von vierzehn Bildern, welche dieses Heranwachsen des Micronucleus und seine Umbildung zur Spindel darstellt, und berechnet die Massenzunahme während dieser Periode auf das Achtfache des ursprünglichen Volumens.

Richard Hertwig,³⁾ der diesem Punkte besondere

¹⁾ Dass die Infusorien nicht die einzigen Protozoen sind, deren Idioplasma in Gestalt von Idanten auftritt, beweisen die schönen Beobachtungen Schewiakoff's: „Ueber die karyokinetische Kerntheilung der *Euglypha alveolata*“ im „Morpholog. Jahrbuch“ Bd. 13, p. 193; 1888. Es werden dort nicht bloß Idanten (Chromosomen) von Schleifenform nachgewiesen, sondern auch ihr Verhalten bei der Karyokinese mit solcher Genauigkeit dargestellt, dass kein Zweifel darüber sein kann, die beschriebene Karyokinese sei eine Aequationstheilung. Die Längsspaltung dieser Schleifen wurde nicht nur an fixirten Präparaten, sondern auch am lebenden in Theilung begriffenen Thier beobachtet. Offenbar ist das Object ein sehr günstiges, und es würde von grossem Werthe sein, das Verhalten der Kerne bei der Conjugation von *Euglypha* auf die hier entwickelten Gesichtspunkte hin zu prüfen.

²⁾ Maupas, „Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés“. Archives de Zool. expér. et gén. 2 sér. Vol. VII, Pl. IX, Fig. 1—14. Paris 1890.

³⁾ R. Hertwig, „Ueber die Conjugation der Infusorien“. München 1889.

Aufmerksamkeit zuwandte, fand den Micronucleus eines *Paramecium*, welches grade aus der Theilung hervorgegangen war, sehr klein, nämlich kleiner als drei Mikro, den Micronucleus eines zur Conjugation schreitenden Thiers dagegen 75 Mikro im Durchmesser.

Diese enorme Grössenzunahme beruht gewiss zum grössten Theil auf einem Wachsthum der achromatischen Substanz, welche bei den nun folgenden Theilungen eine sehr wesentliche und eigenthümliche Rolle spielt, allein es ist deshalb durchaus nicht ausgeschlossen, dass nicht zugleich auch ein Wachsthum des Idioplasmas stattfindet. Ich nehme nun an, dass diese Vergrösserung des Micronucleus mit einer Verdopplung der Idanten durch Längsspaltung verbunden ist. Leider lässt sich für jetzt ein Beweis für diese Annahme noch nicht erbringen, da es bisher Niemand eingefallen ist, die Zahl der Idanten in einem zur Conjugation sich vorbereitenden Micronucleus mit derjenigen des in Theilung begriffenen Infusoriums zu vergleichen, und die wenigen Bilder, welche bis jetzt von dem einen oder dem andern Stadium vorliegen, keinen sichern Schluss zulassen. Immerhin sprechen die Abbildungen, welche Maupas von dem zur Conjugation sich vorbereitenden Micronucleus von *Paramecium candatum* und *Onychodromus grandis* gibt, insofern eher für meine Ansicht, als die Zahl der Idanten hier jedenfalls eine sehr grosse ist, bei der ersten Art zähle ich 21 in der abgebildeten halben Spindel, was also etwa 42 für die ganze ergäbe. Doch will ich darauf kein allzu grosses Gewicht legen; die Einfachheit der Erklärung der Umwandlungen des Micronucleus, wie ich sie jetzt versuchen will, scheint mir eine stärkere Stütze für die Richtigkeit meiner Annahme.

Wenn diese Annahme richtig ist, dann löst sich das Räthsel dieser verwirrenden Theilungen und Wiederauflösungen des Micronucleus in sehr einfacher Weise. Dann ist die erste und zweite Theilung eine Reductionstheilung, welche die vorher verdoppelte Zahl der Idanten auf

die Hälfte der Norm herabsetzen, genau entsprechend den beiden Reductionstheilungen der Samen- und der Ei-Mutterzellen. Die dritte Theilung aber, welche einen der vier Enkelkerne des Micronucleus in die beiden Copulationskerne theilt, den männlichen und den weiblichen, ist eine Aequationstheilung, bei welcher die Tochterkerne dieselbe Zahl von Idanten behalten, welche der Mutterkern besass. Diese letzte Theilung hat kein Analogon bei den Metazoen, einfach deshalb, weil bei diesen die Keimzellen immer nur männlich oder weiblich sind, während bei den Infusorien derselbe Micronucleus beiderlei Copulationskerne zu liefern hat.

Von den vier Enkelkernen des Micronucleus gehen drei zu Grunde, indem sie sich auflösen; nur einer theilt sich noch einmal und liefert die Copulationskerne (Stadium *D* des Schemas). Dass die andern sich auflösen, begreift sich insoweit, als dieselben überflüssig sind und keine Verwendung finden können, wie dies ebenso auch für die Richtungskörper der thierischen Eier gilt. Schwieriger ist es, eine Erklärung dafür zu finden, warum sie überhaupt alle drei gebildet werden, und noch schwieriger, die eigentliche Ursache, die *causa efficiens* ihrer Auflösung anzugeben.

In Betreff der letzten Frage kann vielleicht eine Beobachtung von *Maupas* auf den richtigen Weg führen. Derselbe glaubt beobachtet zu haben, dass von den vier Enkelkernen des Micronucleus immer derjenige die beiden Copulationskerne liefere, der grade der Substanzbrücke zwischen beiden Conjugirten am nächsten liege. Nur dieser entwickle sich weiter, während die drei entfernter liegenden zum Untergang verurtheilt seien und der Auflösung verfallen. Es sei nur die zufällige Lage, welche darüber entscheide, welcher der vier Kerne sich weiter entwickle.

Danach würde die *causa efficiens*, welche bewirkt, dass einer der Enkelkerne sich zum Erzeuger der Copulationskerne aufschwingt, in irgend einem Einfluss gesucht werden müssen, der von dem entsprechenden Kern des andern Thieres

ausginge und der natürlich den zunächst liegenden der vier Enkelkerne am stärksten trafe.

Jedenfalls wird man annehmen dürfen, dass das Idio-
plasma der vier Enkelkerne des Micronucleus im Wesent-
lichen, also abgesehen von den individuellen Unterschieden
der Idanten, gleich sei, d. h. dass in jedem derselben die-
selbe Zahl von Idanten der Species und des betreffenden Ent-
wicklungsstadiums enthalten sei, nämlich die Hälfte der
Normalzahl der betreffenden Art. Bei *Urostyla grandis* würden
ihrer neun zu erwarten sein. Da nun, nach unserer An-
nahme, der Micronucleus während seines Wachstums von
Stadium A^1 bis zu A^2 die Zahl seiner Idanten durch Längs-
spaltung verdoppelt, also von 18 auf 36 gebracht hat, so
werden die beiden nun folgenden Reductionstheilungen nicht
nur eine Verminderung der Idanten von 36 wieder auf 18
(Stadium *B*) und von 18 auf 9 (Stadium *C*) bringen müssen,
sondern es wird auch Neugruppirung der Idanten
eintreten können, genau so, wie bei den analogen
Reductionstheilungen der Ei- und Samenzellen.
Da jeder der 18 Idanten des Micronucleus verdoppelt wurde,
so wird also in dem vergrößerten Micronucleus des Stadiums
 A^2 jeder der 18 individuell verschiedenen Idanten *A—S* zwei
Mal vorhanden sein, und es können nun bei den beiden Re-
ductionstheilungen eine Anzahl verschiedener Combinationen
von je 9 Idanten zu Stande kommen, ganz wie dies in Theil I
dieser Schrift für die Ei- und Samenzelle ausgeführt wurde.

Wenn nun auch im einzelnen Thier nur je vier der zahl-
reichen möglichen Combinationen verwirklicht werden können,
so darf man doch vielleicht darin, dass wenigstens vier ver-
schiedene Möglichkeiten zur Auswahl gestellt werden, den
Grund erblicken, warum alle vier Enkelkerne des Micronucleus
gebildet werden und warum beide Tochterkerne desselben
(*a* und *b*) die zweite Reductionstheilung eingehen, während
doch in unserm Schema die Theilung von *b* allein genügt
hätte, um die Entstehung der Copulationskerne zu sichern.

Einwürfe.

Man wird meiner Deutung einwerfen, dass sie sich auf einen Bildungsmodus der Copulationskerne stütze, der zwar weit verbreitet sei unter den Infusorien, der aber nicht der einzige sei. In der That gibt Maupas, auf den ich mich hier allein stützen kann, für die Oxytrichinen einen etwas andern Bildungsmodus an. Wenn ich davon absehe, dass hier zwei Micronuclei im conjugationsreifen Thiere liegen, so besteht der Unterschied darin, dass hier nicht einer, sondern zwei der Enkelkerne des Micronucleus eine nochmalige Theilung erleiden. Es entstehen also zwei Paare von Copulationskernen, von denen aber nur eins zur Verwendung gelangt, das andere sich auflöst. Meine theoretische Erklärung wird davon nicht berührt.

Die einzige Thatsache, welche mit derselben nicht ohne Weiteres stimmt, ist das Verhalten des Micronucleus in dem männlichen Thier bei den Vorticellen. Bei diesem geht nämlich der Wachstumsperiode des Micronucleus (Stadium $A^1 - A^2$) schon eine Theilung voraus. Ihre Bedeutung wüsste ich jetzt nicht zu errathen, wenn sie nicht etwa einfach darin liegt, dass dadurch acht statt bloß vier verschiedene Idanten-Combinationen zur Auswahl des einen wirklich funktionirenden Copulationkerns dargeboten werden. Ein Blick auf die entsprechende Figur bei Maupas (a. a. O. p. 364) macht dies sofort klar. Jedenfalls ist diese überzählige Theilung eine Aequationstheilung.

So dürfte aus den Abweichungen von dem Theilungsmodus des Micronucleus wohl kein stichhaltiger Einwand gegen meine Deutung hergenommen werden können.

Dass aber die von mir als Reductionstheilungen gedeuteten Vorgänge wirklich solche sind, das scheint aus einigen der von Maupas gegebenen Figuren hervorzugehen, so aus den Figg. 9 — 13 auf Taf. XVIII, die die Theilungsspindel von *Onychodromus grandis* in ihrer Entwicklung darstellen. Die stäbchenförmigen Chromosomen liegen in der Längsrichtung

und scheinen sich der Quere nach zu theilen. Da wir uns die Ide der Länge nach in ihnen aufgereiht denken müssen, so würde also dadurch eine Herabminderung der Idzahl jeden Stäbchens auf die Hälfte bewirkt. Volle Sicherheit lässt sich freilich aus diesen Bildern nicht gewinnen; neue, speciell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen müssen sie bringen. Der ganze Kerntheilungs-Mechanismus zeigt sich doch in wesentlichen Punkten verschieden von dem der Metazoen, so dass man ohne vorherige umfassende Untersuchungen ein sicheres Urtheil darüber nicht haben kann, was hier als Reductionstheilung zu betrachten sei.

Nach meiner Auffassung läge also die Bedeutung der dreimaligen Theilungen des Micronucleus darin, dass einerseits eine Herabsetzung der Idantenzahl und zugleich eine Neucombinirung der Idanten dadurch erzielt wird, andererseits aber die beiden Copulationskerne differenzirt werden.

Dass eine Reduction der Ide auf die Halbnormalzahl stattfinden muss, wird von Niemandem bezweifelt werden, der mit mir in der Amphimixis eben grade die Vereinigung der aus Iden zusammengesetzten Idioplasmen zweier Individuen erblickt. Die Amphimixis der Einzelligen kann sich hierin von der der Metazoen unmöglich unterscheiden. Etwas Anderes aber ist es, ob meine Annahme, dass es auch hier auf Neucombinirung des Idioplasmas ankomme, sich sicherstellen lässt. Man möchte dem vielleicht einwerfen, dass bei einem Protozoon die theoretische Möglichkeit, eine grosse Zahl von individuellen Variationen des Idioplasmas hervorzubringen, nutzlos sei, da ja das einzelne Thier doch nur eine der vielen möglichen Combinationen zu verwirklichen in der Lage sei. Aus der Conjugation gehen ja nur die beiden Thiere hervor, die in dieselbe eintraten; es findet keine Vermehrung derselben statt, so dass die verschiedenen durch die Reductionstheilung erzeugten Kerne etwa auch auf verschiedene Thiere vertheilt werden könnten, sowie die vier Samenzellen, welche aus einer Samen-Mutterzelle hervorgehen, vier verschiedene Idanten-Combinationen enthalten können.

Der Einwurf ist indessen leicht zu entkräften. Es verhält sich hier genau so, wie bei der Eibildung der Metazoen. Wie dort aus jeder Ei-Mutterzelle nur ein Ei mit nur einer Idanten-Combination hervorgehen kann, während die übrigen drei Combinationen in den Richtungszellen zu Grunde gehen, so ist dies auch hier; die übrigen Enkelkerne des Micronucleus lösen sich auf, nur einer bleibt erhalten. Bedeutung gewinnt der Vorgang erst dadurch, dass Hunderte und Tausende von Ei-Mutterzellen von genau der gleichen Idanten-Combination diesem Neugruppirungs-Vorgang der Idanten unterworfen werden. Dies verhält sich aber bei den Infusorien ganz ebenso, denn auch hier enthalten Hunderte und Tausende von Thieren genau dieselbe Combination, alle diejenigen nämlich, die von demselben aus der Conjugation hervorgegangenen Vorfahren abstammen. Wie die sämtlichen Eizellen einer Mutter identisches Keimplasma enthalten würden, falls sie nicht vor ihrer völligen Reife die Reductionstheilungen durchmachten, so würden auch alle Nachkommen eines aus der Conjugation hervorgegangenen Infusoriums dieselbe Idanten-Combination enthalten müssen, wenn nicht mehrfache Reductionstheilungen der Bildung der Copulationskerne vorhergingen. Mannigfaltigkeit in der individuellen Färbung der Vererbungssubstanz ist es also, was durch diese Theilungen bewirkt wird.

Tiefere Bedeutung der Conjugation.

Dass die tiefere Bedeutung der Conjugation mit der von der geschlechtlichen Fortpflanzung zusammenfällt, kann wohl heute von Niemandem mehr bestritten werden. In beiden Fällen erscheint der Vorgang als Kern-Copulation, und zwar als die Verbindung zweier „Halbkern“, wenn man so sagen will, zu einem Ganzkern, d. h. zweier Kerne, welche nur die halbe Masse von Vererbungssubstanz (Idioplasm) und auch nur die halbe Zahl individueller Vererbungs-Einheiten

oder Ide enthalten, und es wird durch ihre Vereinigung ein neuer Kern gebildet, der wieder die für die betreffende Art normale Menge von Vererbungssubstanz und von Iden enthält. Dies ist meine Auffassung des Befruchtungsvorganges bei den Vielzelligen gewesen, die ich jetzt, wo wir durch Maupas die lange schon geahnte und halb schon beobachtete Kernvermischung bei der Conjugation zur Thatsache erhoben sehen, auf die Einzelligen übertrage. Wer meine Ide nicht annimmt, wird sich darauf beschränken müssen, zu sagen, dass die Kernverbindung bei der Conjugation und bei der Befruchtung zwei individuell verschiedene Vererbungssubstanzen oder Idio plasmen zu gleichen Mengen miteinander zu einem neuen Kern vereinige.

Die schon im Jahre 1873 von mir ausgesprochene, später aber von Strasburger, O. Hertwig und mir begründete Lehre von der Wesensgleichheit der weiblichen und männlichen Befruchtungszellen kann jetzt mit voller Sicherheit auf die Conjugation übertragen werden, wie denn auch Maupas bereits die beiden Copulationskerne als im Wesentlichen gleich bezeichnet hat. Sie sind dies sicherlich, insofern sie nicht den tiefen Gegensatz enthalten, wie man ihn als das „männliche und das weibliche Princip“ für die Ei- und Samenzelle annahm.

Wenn wir uns nun vorstellen dürfen, dass die in gleicher Weise bei Infusorien und Metazoen auftretende „Kernsubstanz“ in beiden Fällen auch die gleiche Bedeutung hat, dann werden wir — wie es oben schon geschehen ist — den Schluss ziehen dürfen, dass es sich bei der Conjugation wie bei der Befruchtung im Wesentlichen um eine Vermischung der Vererbungstendenzen zweier Individuen handelt.

Als ich seinerzeit die Ansicht entwickelte, nach welcher der letzte Sinn und die eigentliche Ursache des Vorhandenseins einer geschlechtlichen Fortpflanzung eben in dieser stets wieder von Neuem sich wiederholenden Vermischung der Vererbungstendenzen verschiedener Individuen beruht, stellte ich ganz allgemein die Metazoen und Metaphyten den Protozoen

und Protophyten gegenüber. Ich machte geltend, dass bei Ersteren, den Vielzelligen, die Hauptquelle, welche Variabilität erzeugt, nämlich die den Körper verändernden äusseren Einflüsse, Gebrauch und Nichtgebrauch mit eingeschlossen, keinen Werth für die die Arten umwandelnden Selectionsprozesse haben könnten, weil sie somatogene Veränderungen seien und als solche nicht vererbt werden könnten. Vererbt können nur die im Keimplasma liegenden Anlagen werden, diese aber werden durch jene äussern Agentien entweder gar nicht berührt, oder doch nicht oder nur selten in der den bewirkten somatogenen Veränderungen correspondirenden Weise verändert. Obgleich ich natürlich das Keimplasma selbst als nicht durchaus unveränderlich den äusseren Einwirkungen gegenüber annahm, so lehrt doch die ungemeine Zähigkeit der Vererbung, dass diese Veränderlichkeit eine geringe und in unmerklich kleinen Schritten erfolgende sein muss. Sie könnte wohl die Quelle zur allmäligen Abänderung aller Individuen einer Art werden, wenn dieselben lange Generationsfolgen hindurch von den gleichen verändernden Einflüssen getroffen werden, nicht aber die Quelle der stets hin- und herschwankenden, in tausend und abertausenden von Combinationen wechselnden individuellen Abweichungen. Grade diese proteusartige individuelle Variabilität aber ist die unentbehrliche Voraussetzung aller Selectionsprozesse, und die stete Vermischung der individuellen Vererbungstendenzen, wie sie durch geschlechtliche Fortpflanzung gesetzt wird, schien mir die Quelle dieser Variabilität. Ich bin heute, wenn möglich, noch mehr von der Richtigkeit dieser Ansicht überzeugt, und ich möchte sie nach einer Seite hin noch erweitern.

Ich stellte damals die „Einzelligen“ als diejenigen Lebewesen hin, bei welchen äussere Einflüsse direkt schon vererbare Abweichungen hervorbringen könnten, da ja die Fortpflanzung durch Zweitheilung der Zelle erfolgt und Veränderungen, die die Zelle erlitten hat, sich auf die beiden

Theilhälften von selbst übertragen müssen. Ich führte als Beispiel ein Moner im Sinne Häckel's an, d. h. also ein kernloses Wesen! Ich vermied es damals absichtlich, auf die mit Kern versehenen eigentlichen „Einzelligen“ einzugehen, weil es mir zunächst nur darauf ankam, dem allgemeinen Gedanken, dass die geschlechtliche Fortpflanzung da sei, um die individuelle Variabilität herzustellen, Eingang zu verschaffen. Ich war mir aber wohl bewusst, dass bei den mit Kern versehenen Einzelligen, vor Allem bei den innerhalb ihrer Schranke der Einzelligkeit so überaus hoch differenzirten Infusorien, eine so einfache Uebertragung erworbener Eigenschaften wohl kaum anzunehmen sei. Heute, wo wir den Vorgang der Conjugation in seinen wesentlichsten Zügen sicher kennen, mag es gestattet sein, dieser Frage etwas näher zu treten.

Schon allein die heute erkannte Thatsache, dass die Conjugation der Infusorien eine Vermischung der Kernsubstanzen zweier Individuen ist, lässt schliessen, dass bei ihnen in derselben Art und Weise, wie dies bei den Keimzellen der Metazoen nachgewiesenermaassen der Fall ist, die gesamte Individualität der Zelle, also auch des Zellkörpers in dieser Kernsubstanz als Anlage oder Vererbungstendenz enthalten ist. Die Nussbaum'schen Versuche über künstliche Theilbarkeit der Infusorien und diejenigen von Gruber, letztere auf meine Veranlassung im Freiburger zoologischen Institut ausgeführt, beweisen, dass der Kern die Wiederherstellung des verstümmelten Thieres leitet, dass in ihm also das Wesen des ganzen Organismus mit allen seinen Einzelheiten in irgend einer Weise enthalten sein muss. Wir werden uns also vorzustellen haben, dass alle Variationen, welche in Folge äusserer Einflüsse am Infusorium eintreten, nur dann auf die Theilsprösslinge übertragen werden können, wenn sie von correspondirenden Abänderungen der Kernsubstanz begleitet sind, oder mit anderen Worten: wir gewinnen die Ueberzeugung, dass auch hier eine Vererbung „somatogener“ Abänderungen im Allgemeinen nicht stattfindet,

nämlich eben nur dann, wenn dieselbe von entsprechenden blastogenen Veränderungen begleitet sind. Beide Ausdrücke sind hier nur in übertragenem Sinn anwendbar; dem „Soma“ der Metazoen entspricht der Zellkörper, dem „Keim“ die Kernsubstanz. Die abgerissene Borste eines Infusoriums tritt bei den Theilsprösslingen desselben wieder auf, weil die Anlage dazu in der Kernsubstanz desselben enthalten ist; Verstümmelungen werden also hier so wenig als bei den Metazoen vererbt werden. Aber nicht nur alle Verletzungen des Zellkörpers eines Infusoriums werden nicht von correspondirenden Abänderungen der Kernsubstanz begleitet und können sich deshalb nicht vererben, sondern es erscheint auch sehr fraglich, ob die Veränderungen, welche Gebrauch und Nichtgebrauch etwa setzen mögen, mehr vererbbar sind, als dies bei den Metazoen der Fall ist. Direkte Beobachtungen darüber, dass der stärkere Gebrauch gewisser Cilien eines Infusoriums, wie er durch eine gewisse neue Art der Ernährung oder durch den Zwang gegen stärkere Wasserströmungen anzukämpfen, etwa gesetzt werden könnte, liegen nicht vor, aber man wird nicht zweifeln dürfen, dass bei diesen kleinen und relativ einfachen Organismen funktionelle Hypertrophie und Atrophie ganz dieselbe Rolle spielen, wie bei den grossen und relativ sehr viel complicirteren Metazoen. Ich erinnere an die vortrefflichen Darlegungen; welche Wilhelm Roux seinerzeit in Bezug auf hohe Organismen darüber gegeben hat. Wenn nun also gewisse Wimpern eines Infusoriums durch verstärkte Funktionirung grösser würden, wie sollen wir uns vorstellen, dass sich diese Abänderung auf die im Kern residirende Vererbungssubstanz überträgt? Der Weg dahin ist allerdings nicht so weit, als z. B. der vom Gehirn oder den Fingermuskeln eines Menschen zu seinen Generationszellen, aber Entfernung ist wie jede Grösse ein relativer Begriff, und es fragt sich nur, ob für uns irgend ein Grund ersichtlich ist, der zu der Annahme berechtigt, das verstärkte Wachsthum der betreffenden Cilie verursache eine correspondirende Veränderung in der Kernsubstanz des Thieres. Ist das aber

nicht der Fall, so ist eine Vererbung dieser „erworbenen“ Veränderung hier ebenso unmöglich, als sie es beim Menschen ist. Denn wie sollte z. B. eine Verstärkung etwa der adoralen Wimperzone eines Stentor sich auf seine beiden Theilsprösslinge übertragen, da der hintere derselben einen ganz neuen Mund bilden muss? Man wird mich darauf verweisen, dass R. Hertwig beobachtet zu haben glaubt, dass der Mund des hinteren Thieres durch „Knospung“ vom vorderen aus entsteht, allein die künstliche Quertheilung des Stentor, wie sie Gruber ausgeführt hat, beweist, dass die Mundbildung des hinteren Theilstücks von der Anwesenheit des primären Mundes nicht bedingt wird, sondern auch unabhängig davon geschehen kann, wenn nur ein Stück des Kerns in das Theilstück übergegangen ist.

Ich glaube deshalb, dass wir bei diesen höchst differencirten Protozoen ganz wie bei den Metazoen eine Vererbung „erworbener“ Abänderungen bestreiten und uns vorstellen müssen, dass auch hier die phyletischen Umbildungsprocesse vom „Keim-plasma“ ausgehen, d. h. also hier vom Idioplasma des Kerns.

Nun verstehen wir auch, warum die Natur bei diesen Thieren schon einen so hohen Werth auf die periodische Vermischung der Kernsubstanzen je zweier Individuen legt, warum sie überhaupt hier schon die Amphimixis eingeführt hat. Es kommt offenbar auch hier schon darauf an, ein stets wechselndes Material an Combinationen individueller Charaktere dem Process der Naturzüchtung darzubieten.

Amphimixis bei allen Einzelligen.

Man wird diesen Gedankengang noch weiter abwärts fortsetzen und fragen dürfen, ob nicht etwa alle wirklich einzelligen Organismen, d. h. alle diejenigen, bei welchen der Gegensatz von Zellkern und Zellkörper vorhanden ist, in derselben Weise zu beurtheilen sind. Man wird dieser Folge-

rung kaum ausweichen können, vorausgesetzt, dass der Zellkern überall im Wesentlichen dieselbe Bedeutung hat. Daran wird aber kaum zu zweifeln sein. Enthält er aber in der That auch bei den scheinbar formlosen niedersten Einzelligen die das Ganze, also auch den Zellkörper beherrschende und bestimmende Substanz, dann wird auch hier alle dauernde und daher vererbare Variation des Zellkörpers wie des Kerns nur von dieser Kernsubstanz ausgehen können, und direkte Veränderungen des Zellkörpers, wenn sie nur durch äussere Einwirkungen hervorgerufen wurden, werden so wenig erblich sein können, als es Substanzverluste des Infusorienkörpers sind. Auch Veränderungen in der Molecularstructur des Zellkörpers, wie man sie sich etwa eintretend denken kann durch stärkere Functionirung desselben in einer bestimmten Richtung, z. B. durch energischeres Kriechen einer Amöbe, wird zwar vielleicht direkt auf die Theilsprösslinge übergehen, wird aber wieder verschwinden, wenn die Ursache aufhört, welche die Verstärkung des Kriechens nothwendig machte.

Ich möchte deshalb meinen früheren Satz, dass die „Einzelligen“ der Urquell der individuellen Ungleichheit seien, in dem Sinne, dass bei ihnen jede durch äussere Einflüsse oder durch Gebrauch und Nichtgebrauch hervorgerufene Abänderung erblich sein müsse, um eine Stufe weiter gegen den Anfang des Lebens hin zurückschieben und sagen, dass nur solche niedersten Organismen, welche noch keine Differenzirung in Kern und Zellkörper besitzen, in dieser Weise auf äussere Einflüsse reagiren werden. Bei ihnen müssen in der That Variationen, welche einmal entstanden sind, einerlei aus welcher Ursache, auch vererbt werden, und die individuelle erbliche Variabilität wird also bei ihnen direkt durch die Einflüsse der Aussenwelt entstehen. Blosser Substanzverluste aber werden auch hier nicht unter den Begriff der individuellen Variation zu bringen sein und werden bei diesen einfachsten Wesen ebenso gut durch Regeneration ersetzt werden, als bei den Einzelligen. Wenigstens scheint mir kein Wider-

spruch darin zu liegen, dass die Molecularstructur eines solchen „Moners“, auch ohne dass ein Kern als leitendes Organ vorhanden ist, dennoch eine bestimmte äussere Gestalt und Grösse potentia in sich enthalte und nach Defecten aus sich heraus wieder anstrebe. Wachsthum und Theilung sind ja selbst der Ausfluss einer solchen in der Molecularstructur z. B. eines Bacteriums begründeten Tendenz. Bei gänzlich formlosen niedersten Wesen, deren Grösse unbestimmt ist, wie wir sie zwar nicht kennen, aber wohl als Anfangsstufen organischen Lebens annehmen müssen¹⁾, fällt diese ganze Frage überhaupt fort.

Es ist interessant, dass der Kern von diesen Gesichtspunkten aus noch in einem neuen Lichte erscheint. Durch Vermittelung der Conjugation und Befruchtung wird er zu einem Organ für Erhaltung, stete Erneuerung und Umformung der individuellen erblichen Variabilität. Daneben aber spielt er auch noch die Rolle, den Körper vor allzu starker Einwirkung verändernder äusserer Einflüsse zu schützen, indem er ihr Erblichwerden verhindert, nicht activ, sondern nur dadurch, dass nicht jede äussere Einwirkung auch die Kernsubstanz in correspondirender Weise verändert, diese aber bei jeder Theilung den alten Zustand des Zellkörpers, wie er als Anlage in ihr enthalten ist, wieder herzustellen bestrebt ist. Er erscheint somit zugleich als conservatives und als progressives Element, ganz wie wir das nach meiner Ansicht auch für die Sexualzellen der höheren Bionten früher schon behaupten durften. Conservativ wirken die Generationszellen, indem sie mit unglaublicher Zähigkeit die einmal in ihnen liegenden Vererbungstendenzen festhalten, und vor Allem Alles abweisen, was an Veränderungen am Soma durch äussere Einwirkungen auftritt; progressiv aber wirken sie durch die Amphimixis, die periodische Vermischung der Vererbungsanlagen je zweier

¹⁾ Siehe: Nägeli, „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre“. München 1884.

Keimzellen, welche, wie wir gesehen haben, zugleich von einer Beseitigung des einen Theils dieser Anlagen und von einer Neu-Combining des andern derselben auf beiden elterlichen Seiten begleitet wird.

Wenn nun meine Auffassung von der Bedeutung der Conjugation, wie der Amphimixis überhaupt, richtig ist, dann werden wir erwarten müssen, dass alle Einzelligen sie besitzen, dass sie also auch bei den zahlreichen niederen Formen derselben aufgefunden werden wird, bei denen sie bisher noch nicht beobachtet wurde. Es ist aber auch keineswegs a priori auszuschliessen, dass bei Kernlosen, also bei Moneren nicht auch eine Conjugation in Form einer Verschmelzung zweier Individuen vorkommen könne, ja es möchte vielleicht grade hier die Verschmelzung zweier ganzer Bionten behufs Vermischung der Charaktere zuerst ihren Anfang genommen haben. Man kennt ja auch von gewissen Bacillariaceen eine Conjugation, und wenn es auch für jetzt noch nicht unzweifelhaft sicher ist, ob die betreffenden Arten, z. B. *Cocconeis pediculus*, wirklich kernlos sind, so deutet doch Manches im Verlauf des Processes darauf hin, dass hier die ganze Masse des Bion das copulirende Idioplasma enthält; so vor Allem die Kleinheit der copulirenden Individuen, welche den Vergleich mit der Reductionstheilung der Kerne behufs Amphimixis nahe legt. Ich glaube deshalb auch nicht, dass man mit Maupas die Conjugation ganz allgemein als eine Kerncopulation bezeichnen sollte.

Verjüngungs- und Vermischungs-Theorie.

Die tiefere Bedeutung jeder Form der Amphimixis, heisse sie Conjugation, Befruchtung oder sonstwie, liegt also nach meiner Auffassung in der Schaffung derjenigen individuellen erblichen Variabilität, wie sie für das Zustandekommen von Selectionsprocessen erforderlich oder doch am günstigsten ist, und wie sie durch die periodische Vermischung zweier individuell verschiedener Vererbungssubstanzen gesetzt wird.

Dass eine solche Vermischung die nächste Folge der Amphimixis ist, kann heute überhaupt nicht mehr in Abrede gestellt werden, und vielleicht wird sich bald die Ueberzeugung Bahn brechen, dass auch die Folgen derselben wirklich eine derartige Variabilität sein muss. Es ist aber bekannt, dass viele Forscher, ja wohl die Meisten, die sich überhaupt darüber ausgesprochen haben, der Ansicht sind, dass diese Vermischung zweier Vererbungssubstanzen doch nicht der eigentliche Zweck der Amphimixis, nicht ihre letzte und wichtigste Folge sei, nicht der Grund, aus dem sie überhaupt in die Organismenwelt eingeführt worden ist. Offenbar könnte ja auch meine Ansicht von der Variabilität erzeugenden Wirkung der Amphimixis richtig sein, ohne doch das Wesen der Befruchtung oder der Conjugation schon zu erschöpfen. Was ich als die Hauptwirkung derselben ansehe, könnte nur eine Nebenwirkung sein, und die eigentliche Bedeutung dieser Vorgänge könnte in einer von mir verkannten oder übersehenen Folge dieser Vorgänge liegen.

Man weiss, dass von jeher bis zu unsern Tagen die Befruchtung als ein Belebungs Vorgang aufgefasst worden ist, ohne den die Entwicklung des Eies überhaupt nicht stattfinden kann, oder doch nur „ausnahmsweise“. Ich will nicht wiederholen, was schon im ersten Theil dieser Schrift über diese Ansicht gesagt wurde, auch ihre allmäligen Wandlungen nicht verfolgen, wohl aber möchte ich hier die Stütze, welche sie von jeher und in unsern Tagen wieder aufs Neue aus dem Vorgang der Conjugation entnehmen zu können meint, einer Prüfung unterziehen.

Maupas, der vortreffliche Erforscher der Lebensvorgänge der Infusorien, denkt sich die Wirkung der Conjugation derart, dass durch dieselbe die Fortdauer der Art gesichert werde, sie theile den Thieren die Eigenschaft mit, „*renouveler et rajeunir les sources de la vie*“. Also Verjüngung wäre die tiefste Bedeutung der Conjugation, wie solches schon früher von Bütschli, Engelmann, Hensen und E. van Beneden, ganz kürzlich noch von R. Hertwig,

theils bloß für Conjugation, theils für Befruchtung, oder für Beides angenommen worden war. Auch Maupas betrachtet die beiden Vorgänge als im Wesentlichen gleich und fasst sie also beide als „Verjüngung“ des Lebens auf, welches ohne ihr Dazwischentreten früher oder später erlöschen müsse. Er unterscheidet dabei scharf zwischen dieser etwas mystischen Verjüngung und jener, welche in der Erneuerung vieler äusserer Theile des Thieres besteht, des Mundes, der Borsten und Wimpern u. s. w. Eine solche Regeneration ist zwar thatsächlich mit der Conjugation verbunden, allein sie kommt auch bei jeder Theilung des Infusoriums vor und kann deshalb nicht der Grund des Conjugations-Vorgangs sein. Die „Verjüngung“, welche Maupas als das Wesen der Conjugation betrachtet, ist etwas ganz Anderes und wird sich kaum anders bezeichnen lassen, denn als „Erneuerung der Lebenskraft“, den Ausdruck im Sinne der früheren Naturphilosophen gebraucht. Alle andern Auslegungen dieser „Verjüngung“, die man versucht hat, sind unklar und unbefriedigend. Ob nun das Zurückgreifen auf eine besondere „Lebenskraft“ sich mit unsrer heutigen Physiologie verträgt, darf wohl bezweifelt werden. Allerdings hat es ja zu keiner Zeit an Vertheidigern derselben ganz gefehlt, und noch in neuester Zeit hat ein geistreicher Physiologe, Bunge, die alte Lebenskraft — allerdings mit vieler Reserve — wieder auf den Schild gehoben. In jedem Falle würde dieselbe erst dann angenommen werden dürfen, wenn sich herausstellen sollte, dass die Lebenserscheinungen ohne diese Annahme keine Aussicht haben, jemals auch nur im Princip erklärt werden zu können. Es ist ganz richtig, wenn Bunge¹⁾ sagt, dass wir heute noch nicht im Stande sind, irgend einen einfachen Lebensvorgang aus den bekannten chemischen und physikalischen Kräften vollständig zu erklären, aber damit ist gewiss noch lange nicht die Unerklärbarkeit desselben aus

¹⁾ Gustav Bunge, „Vitalismus und Mechanismus“, ein Vortrag. Leipzig 1886.

diesen Principien bewiesen. Dazu kommt, dass eine Verjüngung des Lebens durch Conjugation im Sinne von Maupas Allem widerspricht, was wir sonst von den natürlichen Vorgängen wissen, wie ich dies schon in einer früheren Schrift angedeutet habe. Wieso eine nahezu erschöpfte Lebenskraft dadurch wieder auf ihre ursprüngliche Höhe gehoben werden soll, dass sie sich mit einer andern Portion derselben ebenso erschöpften Kraft verbindet, finde ich wenig begreiflich. Maupas weiss darauf nur zu erwidern, dass wir das Wesen keines „*phénomène primordial*“ kennen, allein wenn wir auch die chemischen Processe, welche z. B. das Phänomen der Assimilation hervorbringen, nicht in ihrem ganzen Zusammenhang verfolgen können, weil dasselbe sehr verwickelt ist, und sich seine rasch in einander übergehenden Stadien bis jetzt nicht einzeln erkennen liessen, so folgt doch daraus keineswegs die principielle Unbegreiflichkeit des Vorganges. Diese aber liegt, meines Erachtens, bei dem „*rajeunissement karyogamique*“ vor, von dem man weder den Ausgangspunkt, den Erschöpfungszustand der „Lebenskraft“, noch den Endpunkt, ihre „Verjüngung“, noch irgend etwas von den dazwischenliegenden Stadien weiss; das Ganze ist einfach ein Phantasiegebilde, hervorgegangen aus der alten, tief eingewurzelten Vorstellung von der Nothwendigkeit des Todes und der „belebenden“ Wirkung der Befruchtung. Ich verzichte übrigens darauf, meine Widerlegung der Maupas'schen Ansichten auf die principielle Verwerfung des Verjüngungsgedankens zu gründen; ich bedarf dieser Stütze nicht.

Wenn wir die Frage stellen, wie kommt man überhaupt dazu, die *Amphimixis* als eine Erneuerung oder Verjüngung der Lebenskraft aufzufassen, weshalb ist man nicht damit zufrieden, in dieser Vereinigung von zwei Kernen das zu sehen, was die Beobachtung uns lehrt, die Verbindung zweier Kernsubstanzen und somit die Vermischung zweier, individuell verschiedener Vererbungs-Anlagen? Maupas selbst gibt zu, dass dies vorliege, ja sogar, dass

darin eine Beförderung der Variabilität liege, wie sie zu Selectionsprozessen erforderlich ist. Warum begnügt man sich mit diesem Resultat nicht, warum sucht man in dem Vorgang noch mehr?

Offenbar aus keinem andern Grunde, als weil man von der altererbten Vorstellung durchdrungen ist, dass ohne „Befruchtung“ eine Entwicklung des Eies nicht stattfinden könne, dass „Befruchtung“ gleich „Belebung“ sei. Ist nun aber diese Vorstellung nicht längst durch die Thatsachen widerlegt? Wissen wir nicht, dass ein Ei sich unter Umständen auch ohne Befruchtung entwickeln kann? und ist dies nicht in vielen Fällen, z. B. bei *Apus* und bei der Biene, dasselbe Ei, welches auch befruchtet werden kann? Niemand würde es eingefallen sein, in der „Befruchtung“ eine Belebung des Eies zu sehen, wenn die grosse Mehrzahl der Eier sich parthenogenetisch entwickelte, und wenn die Wissenschaft zuerst die Parthenogenese, dann erst die Entwicklung mit Befruchtung kennen gelernt hätte. Man würde dann gesagt haben: es muss in der Vermischung zweier Vererbungstendenzen irgend ein Vorthail gelegen sein, der zur Einführung der Amphimixis geführt hat. Nun liegt die Sache umgekehrt; die Menschheit hat Jahrhunderte hindurch die Vermischung als die unerlässliche Vorbedingung der Entwicklung eines Sprösslings gekannt, und nun, da man findet, dass ein Ei unter Umständen sich auch ohne Befruchtung entwickelt, kann man sich nicht von dem alten Vorurtheil los machen, dass die Vermischung eben nicht Vorbedingung der Entwicklung sei, sondern ein accessorisches Moment, das seine besondere und ganz andere Bedeutung in sich trägt. Man klammert sich an eine behauptete „Nachwirkung“ des belebenden Einflusses der Befruchtung auf mehrere, auf viele Generationen, und gegen ein so unlogisches Verfahren ist auch mit Thatsachen nichts zu machen, denn die Zahl der Generationen, für welche diese Nachwirkung ausreicht, hängt ganz vom Belieben des Argumentirenden ab und wächst mit der Länge der durch Beobachtung nachgewiesenen Reihe

parthenogenetischer Generationen. Auch Maupas findet die Zahl dieser Generationen, welche bei einigen „seltenen“ Arten von Crustaceen und Insekten sich folgen können, durchaus ungenügend, um daraus den Schluss zu ziehen, dass diese „agamen“ Generationen unbegrenzt andauern könnten. Ich glaube nun allerdings, dass sie in den meisten Fällen wirklich nicht unbegrenzt andauern, weil es eben von der Natur meist auf eine cyklische Fortpflanzung der Art abgesehen ist, auf einen regelmässigen Wechsel von Parthenogenese und geschlechtlicher Fortpflanzung. Nun gibt es aber doch Arten, wie die zu meinen Versuchen benutzte *Cypris reptans* (siehe: Theil II dieser Schrift), bei welcher zweifellos ein solcher Cyklus nicht mehr existirt und bei welcher Parthenogenese ununterbrochen andauert. Vierzig Generationen, die ich ungefähr beobachtet habe, sind zwar noch keine endlose Reihe, aber ein Cyklus, der erst nach vierzig „agamen“ Generationen wieder eine sexuelle brächte, ist bisher noch nicht bekannt geworden. Ob aber derartige Fälle selten, wie Maupas meint, oder häufig sind, ist in Bezug auf ihre Beweiskraft wohl gleichgültig. Ja, wenn sie selbst wirklich ganz fehlten, so läge doch darin noch kein Beweis für die Verjüngungstheorie. Denn auch die Vermischungstheorie — wenn ich meine Ansicht so nennen soll — fusst auf einer arterhaltenden Wirkung der Amphimixis und lässt somit erwarten, dass die Natur überall, wo es nur immer möglich war, Amphimixis in die Fortpflanzungsgeschichte einer Art eingefügt und diese Einfügung obligatorisch gemacht haben wird. Wir könnten uns also gar nicht wundern, wenn Fälle rein agamer Fortpflanzung wirklich nicht vorkämen. Eine „Belebungs-Wirkung“ der Amphimixis würde damit nicht erwiesen sein.

Umgekehrt aber beweist, wie mir scheint, ein einziger Fall fortgesetzter agamer Fortpflanzung, dass Amphimixis für die Fortdauer des Lebens nicht unerlässlich sein kann.

Wenn aber auch nicht unerlässlich, so zeigt doch eben die Seltenheit rein agamer Fortpflanzung, dass sie eine all-

gemeine und deshalb auch tiefe Bedeutung haben muss. Ihr Vorthail kann sich nicht blos auf das einzelne Bion beziehen, denn dies kann auch auf „agamem“ Wege entstehen, ohne dadurch irgend etwas an Lebensenergie einzubüssen, es muss also ein Vorthail sein, der sich auf Art-Erhaltung und Art-Veränderung bezieht. Nehmen wir nun einmal an, die Amphimixis gewähre einen solchen Vorthail, der natürlich um so grösser sein wird, je öfter im Laufe der Generationen Amphimixis eintritt, und fragen wir darauf hin: wie würde die Natur es am besten anzufangen haben, um dieser Amphimixis die möglichst grosse Verbreitung in der Organismenwelt zu geben?

Die Antwort darauf möchte etwa folgendermaassen lauten:

In Bezug auf die vielzelligen Pflanzen und Thiere würde die Vermehrung durch Knospung und Theilung ihrer grossen Vorthaile halber zwar beibehalten werden können, aber stets nur auf eine kürzere oder längere Reihe von Generationen. Da aber die geforderte Amphimixis nur dann ausführbar ist, wenn sämtliche Vererbungs-Anlagen des Individuums in einer einzigen Zelle, und zwar in deren Kern concentrirt werden, so musste die Einrichtung der Fortpflanzung durch einzellige Keime getroffen und die Amphimixis mit der Fortpflanzung verknüpft werden. Es ist meiner Erinnerung nach noch niemals hervorgehoben worden, dass die Ontogenese der Metazoen und, soviel ich sehe, auch der Metaphyten in erster Linie auf der Nothwendigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung, oder besser, auf der von einzelligen Keimen beruht. Nur deshalb, weil sämtliche Vererbungs-Anlagen eines Thieres in einer Zelle concentrirt werden müssen, müssen diese Anlagen auch entwickelt und in der ungefähren Reihenfolge ihrer phyletischen Entstehung als Entwicklungsstadien durchlaufen werden. Wohl gibt es ja ausser den zur geschlechtlichen Fortpflanzung bestimmten Keimen auch noch andere einzellige Keime, Sporen u. s. w., und es liegt auf der Hand, dass die Einzelligkeit der Keime noch andere Vorthaile mit sich bringt, als den, die Amphimixis zu ermöglichen, allein keiner dieser

einzelligen agamen Keime hat auch nur annähernd die allgemeine Verbreitung wie die Geschlechtszellen, und der Ursprung und das allgemeine Vorkommen der einzelligen Keime ist daher wohl gewiss bei diesen zu suchen.

Ich habe früher gezeigt, wie die Geschlechtszellen, nachdem sie zum ersten Mal von der Natur eingerichtet worden waren, etwa bei einfachen Zellcolonien, wie die heute noch lebende *Pandorina*, nach einer verhältnissmässig geringen Anzahl von Generationen geschlechtlicher Fortpflanzung schon zur Einrichtung der Reductionstheilung des Kerns kommen mussten, weil sonst durch die periodisch sich wiederholende Vereinigung der Kernsubstanz verschiedener Individuen eine stete Verdopplung der Einheiten dieser Substanz hätte eintreten müssen. Diese Reductionstheilung, welche jetzt für beide Geschlechtszellen der Metazoen sicher nachgewiesen ist, hat aber noch eine andere Seite.

Wir gingen von dem Satz aus, dass die Natur es auf möglichst allgemeine Durchführung der Amphimixis abgesehen habe. Wie konnte sie dies besser erreichen, als indem sie die einzelligen Keime unfähig machte, sich allein für sich zu entwickeln?

Allerdings sind die männlichen Keimzellen durch ihre speciellen Anpassungen an ihren Beruf, die Eizelle aufzusuchen und sich in sie einzubohren, meistens schon so schlecht mit Nährstoffen ausgerüstet, dass eine selbständige Entwicklung derselben zu einem neuen Bion ohnehin unmöglich wäre, aber bei der Eizelle ist dies anders, und dieser wird die Entwicklungsfähigkeit dadurch genommen, dass die Reductionstheilung ihr die Hälfte ihres Keimplasmas entführt.

Wie verhält es sich nun bei den Einzelligen? Auch hier soll — unserer Voraussetzung nach — periodische Amphimixis von der Natur gesichert werden. Dafür wird es unerlässlich sein, dass wie bei Metazoen und Metaphyten dafür gesorgt werde, dass die zur Copulation bestimmten Thiere zu gewissen Perioden sich paarweise anziehen, dass ihre Kerne in denjenigen Zustand versetzt werden, in welchem sie zur Copulation

am geeignetsten sind, d. h. dass sie an Masse verringert, an Vererbungs-Einheiten (Iden) auf die Hälfte reducirt werden. Alles dies geschieht wirklich. Aber es genügt noch nicht, um den Erfolg völlig zu sichern, denn die Versuche von Maupas lehren, dass trotzdem die Conjugation auch ausbleiben kann. Der Zustand der Brunst, in welchem die Infusorien einander aufsuchen, um sich paarweise zu verbinden, tritt zwar unter gewissen äusseren Verhältnissen zu bestimmter Zeit ein, bleibt aber aus, wenn die äusseren Verhältnisse dafür nicht günstig sind, und dann erlischt nach einiger Zeit die Fähigkeit zur Conjugation der betreffenden Colonie vollkommen. Ich nehme die Maupas'schen Beobachtungen als richtig und übe an ihnen keinerlei Kritik, aber aus seinen eignen Beobachtungen scheint mir hervorzugehen, dass seine Deutungen dieser Thatsache durchaus irrig sind, wenn er meint, damit die Verjüngungstheorie stützen zu können. Solche Colonien nämlich, welche die richtige Zeit zur Conjugation verpasst haben, sterben dann nach und nach aus; Maupas meint, sie stürben eines „natürlichen“ Todes in Folge von Altersschwäche. Er glaubt damit einen „physiologischen“ Tod für die Einzelligen nachgewiesen und meinen Ausspruch von der potentiellen Unsterblichkeit derselben widerlegt zu haben.

Aber ich glaube, die von ihm beigebrachten Thatsachen sind noch einer anderen und richtigeren Auslegung fähig.

Denn was geschieht, wenn eine Colonie den günstigen Zeitpunkt zur Conjugation verpasst und dadurch die Fähigkeit dazu verloren hat? Dasselbe, was bei der Eizelle geschieht, welche die Reife erreicht und ihre Richtungskörper ausgestossen hat — sie verlieren ihre Entwicklungsfähigkeit und gehen zu Grunde. Dies wird, so möchte ich vermuthen, in beiden Fällen auch dieselbe Ursache haben: die Reduction der Kernsubstanz, bei den Infusorien also der Substanz des Micronucleus. Das Ei geht zu Grunde, weil seine Kernsubstanz zur Leitung der Ontogenese nicht ausreicht, und weil sie ebensowenig zur Erhaltung des Eies eingerichtet ist; das Infusorium geht zu Grunde, weil sein

Macronucleus periodisch erneuert werden muss und weil dies nicht geschehen kann, wenn der Micronucleus zu Grunde geht. Dieser aber geht früher oder später thatsächlich zu Grunde, wie Maupas uns berichtet, falls die richtige Zeit zur Conjugation verpasst wird.

Fragt man nun, wie es komme, dass dieser Micronucleus schwindet, wenn Conjugation ausbleibt, so antwortet Maupas: die nothwendige Verjüngung des Thieres ist unterblieben, es verfällt dem Greisenalter (*sénescence*) und schliesslich seinem „natürlichen“ Tode. Ich kann dem nicht zustimmen. Die bedeutsamen inneren Veränderungen, welche bei der Conjugation erfolgen, sind offenbar von langer Hand her vorbereitet, und Thiere, welche sich zur Conjugation gedrängt fühlen, besitzen bereits innere Zustände des Micro- und des Macronucleus, welche zu tiefen Veränderungen des einen oder des andern, oder beider früher oder später führen müssen, mag nun Conjugation eintreten, oder ausbleiben. Diese Veränderungen aber werden in beiden Fällen im Wesentlichen dieselben sein: Zerfall des Macro-, Zertheilung des Micronucleus. Nur eins erfolgt nicht: die Copulation mit dem Kern eines andern Individuums. Nun wissen wir ja aber, dass die Theilungsproducte des Micronucleus sich alle auflösen bis auf den einen, der die beiden Copulationskerne liefert, und dass dieser eine immer derjenige ist, welcher der Verbindungsbrücke zwischen beiden gepaarten Thieren am nächsten liegt. Wenn es nun also der Einfluss des andern Paarlings ist, der diesen einen Enkelkern befähigt, sich weiter zu entwickeln, so wird man schliessen dürfen, dass bei Ausbleiben der Conjugation auch dieser sich auflöst. Darin aber scheint mir die Ursache zu liegen, welche bewirkt, dass in den Nachkommen eines derartig veränderten Thieres die Lebensenergie sich abschwächt und schliesslich ganz aufhört. Es ist die gleiche Sache wie beim Ei; die „Reifungsvorgänge“, wie sie die Befruchtung einleiten, setzen derartige Veränderungen, dass dadurch das Weiterleben der Eizelle ausgeschlossen ist, es sei denn, sie werde befruchtet.

Maupas wird mir antworten, es sei nicht erwiesen, dass derartige Veränderungen eintreten, falls Conjugation ausbleibt, er habe sie an seinen an der Conjugation verhinderten Infusorien nie beobachtet. Er hat sie eben als Alters-Erscheinungen aufgefasst; jetzt aber wird es die nächste Aufgabe sein, genau zu verfolgen, welche Veränderungen an Macro- und Micronucleus eintreten, wenn die Colonie an der Conjugation verhindert wird. Die Untersuchung wird schwierig sein, da sie sich über zahlreiche Generationen von Thieren erstrecken muss, und da das Ende der Conjugationsperiode nicht mit Sicherheit im Voraus zu bestimmen ist und auch nach den Beobachtungen von Maupas nicht gleichzeitig bei allen Thieren einer Colonie eintritt.

Es ist nicht durchaus nöthig, dass die Veränderungen solcher an der Conjugation verhinderter Thiere genau in derselben Weise und denselben Schritten erfolge, wie sie bei conjugirten Thieren erfolgt. Dies ist sogar a priori sehr unwahrscheinlich. Denn man muss nicht vergessen, dass die Conjugationsperiode sich über viele Generationen hinzieht, während derer sich die inneren Zustände, die die Conjugation herbeiführen sollen, allmählig ausbilden, ihren Höhepunkt erreichen und sich wieder verlieren. Gelangt ein Thier noch rechtzeitig zur Conjugation, dann nehmen auch die längst vorbereiteten Reifungsvorgänge noch ihren normalen Verlauf; wird aber diese Periode verpasst, dann wird die ganze weitere Entwicklung eben eine abnormale; das Thier vermehrt sich noch immer weiter, oft noch hundert Mal und mehr, aber es ist von dem ihm vorgezeichneten Wege der normalen Entwicklung abgewichen, seine Kerne entarten, bald der Macro-, bald der Micronucleus zuerst, und zuletzt kann weder die Assimilation, noch auch selbst die vollkommene Ausbildung der Körperform aufrecht erhalten werden, und ein Thier nach dem andern stirbt aus. Die Unregelmässigkeit in der Folge dieser Erscheinungen, wie sie Maupas beschreibt, deutet schon darauf hin, dass ein abnormaler Process hier vorliegt.

Gibt es einen natürlichen Tod bei den Einzelligen?

Was könnte uns nun veranlassen, diesen Vorgang dem normalen Tod der Metazoen gleich zu stellen? Doch wohl nur die überkommene Meinung, es müsse überall einen normalen „physiologischen“ Tod geben. Man übersieht dabei, dass die Conjugation für das Infusorium die Norm ist, ein Vorgang, der in seiner periodischen Wiederkehr von der Natur vorgesehen und auf welchen die ganze Lebensmechanik des Infusoriums gewissermaassen berechnet ist. Die Natur will die Amphimixis und erzwingt sie eben durch jene inneren Umwandlungen, welche die Thiere zur Paarung treiben und welche sie so verändern, dass sie beim künstlichen Verhindern der Conjugation nach und nach zum Leben unfähig werden. Es ist — wie eben schon hervorgehoben wurde — genau dasselbe, wie das Ausbleiben der Befruchtung. Die Samenzelle, welche nicht zur Vereinigung mit der Eizelle gelangt, geht zu Grunde. Wenn Jemand Freude daran hat, unsere kaum erst etwas geklärten Vorstellungen von Neuem wieder zu verwirren, so kann er dies ja den „normalen Tod“ der Samenzelle nennen; ich nenne es im Gegentheil einen „zufälligen“ Tod, wenn ich auch wohl weiss, dass dieser unglückliche Zufall unendlich viel häufiger eintritt, als die glückliche Erreichung des der Samenzelle vorgezeichneten normalen Lebenszieles. Bei den meisten Thierarten gehen Millionen von Samenzellen zu Grunde, ehe eine einzige einmal ihr Ziel erreicht; ja grade deshalb sind ihrer ja so ungeheuer viele, weil der Weg zum Ei so schwer zu finden ist. Soll man nun dieses Zugrundegehen als etwas Normales bezeichnen, weil es häufig eintritt? ist nicht die Erreichung des Eies das normale Ziel des Lebensganges eines Samenfadens? und ist das Zugrundegehen der zahlreichen verirrtten Samenzellen nicht die einfache Folge davon, dass sie auf ein längeres selbstständiges Leben nicht eingerichtet sind? dass ihre lebendige Kraft bald erschöpft ist, weil keine Vorkehrung für ihre Erneuerung durch Nahrungsaufnahme getroffen ist?

Ist diese aber etwa deshalb nicht getroffen worden, weil sie nicht hätte getroffen werden können, auch wenn es wünschenswerth gewesen wäre? Ich denke, die Samenzellen haben deshalb keinen Mund und keine sonstigen Einrichtungen zu ihrer Ernährung erhalten, weil sie sie zur Erreichung des Zweckes, zu dem sie da sind, nicht brauchen, sonst aber hätten sie auch zum Weiterleben eingerichtet werden können. Nutzlose Einrichtungen werden eben nicht getroffen. Verirrte Samenzellen haben keinen Werth mehr für die Art, sie können ruhig zu Grunde gehen, und ganz ebenso ist es bei den Infusorien, welche die Conjugation verpasst haben; sie sind werthlos für die Art, denn die Erhaltung der Art fordert periodische Kreuzung der Individuen, und dazu sind sie nicht mehr fähig. Hätten die Infusorien nicht für diese Kreuzung eingerichtet werden müssen, so würden sie ohne Amphimixis unbegrenzt weiter leben, grade so, wie ein parthenogenetisches Ei weiter lebt. Aber grade diese Veränderungen, welche das Infusorium copulationsfähig machen, entziehen ihm die Möglichkeit, ohne Conjugation unbegrenzt weiter zu leben, wie dem Ei die beiden Reductionstheilungen diese Möglichkeit entziehen. Die Parallele kann sogar noch genauer durchgeführt werden, denn wie Kupffer und Böhm¹⁾ an *Petromyzon* gezeigt haben, gibt es Thiere, deren Eier nur die erste Richtungstheilung eingehen, solange sie nicht mit einer Samenzelle in Berührung kommen, die zweite aber erst, nachdem ein Samenfaden in sie eingedrungen ist. Solche Eier behalten also, wenn sie unbefruchtet bleiben, so viel Keimplasma in sich, als sie zur Embryogenese brauchen, werden aber trotzdem unfähig zu parthenogenetischer Entwicklung. Wir wissen zur Stunde noch nicht zu sagen, auf welchen intimen Veränderungen diese Unfähigkeit beruht; soviel aber dürfen wir schliessen, dass sie eine Folge der die Amphimixis

¹⁾ Böhm, „Ueber die Befruchtung des Neunaugen-Eies“. Sitzungsbericht der math.-phys. Klasse der bayr. Akad. der Wissenschaften zu München. 1887.

vorbereitenden Veränderungen ist. Diese Eier sind schon so vollständig auf Amphimixis eingerichtet, dass ihre Entwicklungsfähigkeit schon durch die Vorbereitungen dazu aufgehoben wird. Wie aber Eier, welche diese innern Veränderungen einmal eingegangen sind, nicht ewig auf dieser Stufe stehen bleiben können, sondern sehr bald sich weiter und zwar derart verändern, dass sie nun auch zur Befruchtung nicht mehr geeignet sind und schliesslich zerfallen, grade so verhält es sich mit den Infusorien: sie werden nach Verpassung der Conjugationszeit unfähig zur Conjugation und zuletzt auch zum Leben.

Es gäbe nur einen Gesichtspunkt, soviel ich sehe, von welchem aus sich das allmälige Absterben der nicht zur Conjugation gelangten Infusorien als eine Art von natürlichem Tod mit Recht auffassen liesse: wenn es gelänge nachzuweisen, dass dieses Zugrundegehen auf einer speciell auf diesen Punkt gerichteten Anpassung beruhte. Dieser Gesichtspunkt lag natürlich Maupas fern, der ja grade auf der alten Anschauung beharrt, nach welcher der Tod ein allgemeines Attribut des Lebens und keine Anpassungserscheinung ist. Man könnte aber von meinem Standpunkt aus folgendermaassen argumentiren. Conjugation sollte periodisch stattfinden, weil Kreuzung der Individuen zur Erhaltung und Weiterbildung der Art nothwendig ist. Wenn es nun nicht möglich war, den wirklichen Eintritt derselben für alle oder doch die grosse Mehrzahl der Thiere und der Colonien zu sichern, dann würde die Gefahr vorgelegen haben, dass nichtgekreuzte Thiere, ja nichtgekreuzte ganze Colonien die Ueberhand bekommen hätten. Um dies zu verhindern, musste den Thieren, welche nicht zur Conjugation gelangten, die unbegrenzte Lebensdauer abgeschnitten, kurz ein natürlicher Tod eingerichtet werden, und dies geschah, indem z. B. der Macronucleus des Thieres so gebildet wurde, dass er sich durch den Stoffwechsel abnützte, der Miconucleus aber so, dass er durch die die Amphimixis vorbereitenden Theilungen der Auflösung anheimfallen musste oder wie immer man sich dies sonst zurechtlegen wollte.

Principiell hätte ich gegen eine solche Auffassung nichts einzuwenden, doch glaube ich kaum, dass sie richtig ist; die Analogie mit den Sexualzellen spricht gegen sie. Ich zweifle durchaus nicht daran, dass es der Natur möglich gewesen wäre, einen natürlichen Tod für die der Conjugation entgangenen Thiere einzurichten, falls dies zur Erhaltung der Art nöthig gewesen wäre, aber es scheint nicht nöthig gewesen zu sein, da solche Thiere ohnehin schon zu Grunde gehen. Schwerlich wird Jemand behaupten wollen, das Zugrundegehen einer verirrten Samenzelle beruhe auf der besonders für sie getroffenen Einrichtung eines natürlichen Todes. Sie geht offenbar im Gegentheil einfach dadurch zu Grunde, dass die für ihr Weiterleben erforderlichen Lebensbedingungen ihr versagt blieben — nämlich die Copulation mit der Eizelle. Aber auch diese letztere stirbt aus demselben Grunde ab, wenn sie nicht befruchtet wird. Ich habe vor Jahren einmal beschrieben, wie verschieden sich die Eier zweier nächstverwandter Crustaceenarten verhalten, wenn sie keine Aussicht haben, befruchtet zu werden¹⁾. Wenn man ein Weibchen von *Moina paradoxa*, welches Wintereier in seinem Ovarium trägt, von Männchen absperrt, so legt es trotzdem seine Eier in den Brutraum ab; dort aber zerfallen dieselben schon nach wenigen Stunden vollständig und werden von eindringendem Wasser fortgeschwemmt. Ganz anders bei *Moina rectirostris*. Hier wird das reife Winterei, welches bereit zur Ablage in den Brutraum das Ovarium des Thieres fast ganz erfüllt, nicht abgelegt, wenn nicht ein Männchen vorhanden ist und von ihm die Begattung eingeleitet wurde. Das isolirte Weibchen behält sein Ei im Ovarium, und dasselbe bleibt mehrere Tage lang scheinbar unverändert und wohl auch noch befruchtungsfähig. Dann aber verändert es sein Aussehen, verliert die gleichmässig feinkörnige Beschaffen-

¹⁾ Weismann, „Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden“, Leipzig 1876—79, Abhandlung IV, „Ueber den Einfluss der Begattung auf die Erzeugung von Wintereiern“.

heit, seine Fetttröpfchen und Eiweisstheilchen ballen sich zu grösseren unregelmässigen Schollen zusammen, die nun nach und nach, aber immerhin ziemlich rasch der Resorption anheimfallen. Statt des Wintereies werden nun parthenogenetische Sommereier gebildet, und man kann sagen, dass die Substanzmenge des Wintereies bei ausbleibender Begattung dem Thiere und der Art nicht verloren geht, sondern zur Bildung neuer und nicht befruchtungsbedürftiger Eier verwandt wird. Niemand wird zweifeln, dass die Gewohnheit, das Winterei erst auf den Reiz der Begattung hin abzulegen, eine Anpassung ist, aber wer möchte wagen, das Zerfallen des im Ovarium zurückbleibenden unbefruchteten Eies in diesem Sinne zu deuten? Gewiss ist dieser Zerfall zweckmässig, aber es gibt auch unbeabsichtigte Zweckmässigkeiten, und die andere *Moina*-Art beweist, dass wir es hier mit einer von diesen zu thun haben, denn bei dieser zerfällt das Ei im Brutraum, falls die Befruchtung ausbleibt. Das Zerfallen an und für sich ist also keine Anpassung, sondern die einfache Folge der Constitution des Eies, welches eben durch die Vorbereitung zu der ihm bevorstehenden Befruchtung so verändert wird, dass es sich weder zum Embryo entwickeln, noch fortleben kann. Ganz ähnlich steht es — wenn ich nicht irre — mit dem Infusorium; das allmälige Entarten der nicht zur Conjugation gelangten Thiere ist wohl keine besondere Anpassung, sondern eine unmittelbare und ohne besondere Gegenmassregeln¹⁾ unvermeidliche Folge der zur Einleitung der Conjugation nothwendigen innern Umgestaltungen.

Es wird also auch in dem Sinne einer Anpassung zur Verhütung des Ueberhandnehmens unconjugirter Thiere nicht von einem natürlichen Tode gesprochen werden können; von

¹⁾ Bei diesen „Gegenmaassregeln“ denke ich an die von R. Hertwig gefundenen interessanten Thatsachen, welche von ihm als eine „Parthenogenese“ der Infusorien gedeutet werden. Die Sache scheint aber noch nicht reif genug, um hier genauer erörtert zu werden. Vergl. R. Hertwig, „Ueber die Conjugation der Infusorien“. München 1889.

einem solchen in Bezug auf „die Infusorien“ im Allgemeinen könnte ohnehin nicht die Rede sein, da es ja nur die abnormerweise nicht zur Conjugation gelangten Thiere wären, für welche der natürliche Tod eingerichtet worden wäre.

Wir brauchen also überhaupt nicht darüber zu streiten, ob das Aussterben der Junggesellen unter den Infusorien eine ad hoc getroffene Anpassung ist, direct dazu eingeführt, diese gemeinschädlichen Individuen zu beseitigen, oder ob dasselbe, wie ich lieber annehmen möchte, schon von selbst erfolgt durch die auch bei ihnen eintretenden vorbereitenden Veränderungen zur Paarung. Auch in dem ersteren Falle wäre Maupas nicht damit gedient, da der von ihm behauptete natürliche Tod das Gegentheil einer Anpassung ist, nämlich eine primäre Eigenschaft des Lebens, die Eigenschaft, sich selbst durch sich selbst zu erschöpfen. Die Infusorien müssen sterben, so lautet seine Ansicht, sie können aber durch das Zaubermittel der Conjugation gerettet und ihr Leben wieder um eine Spanne Zeit verlängert werden.

Das ist eine Ansicht, die sich nicht eigentlich widerlegen lässt, man kann nur zeigen: dass sie ihren Ursprung in unserer früheren mystischen Anschauung vom Leben hat und dass sie überflüssig ist.

Wie lange schon hat man nicht die Conjugation die „geschlechtliche Fortpflanzung“ der Infusorien genannt, ehe man noch das Genauere des Vorgangs kannte. Das Tertium comparationis war die Verschmelzung zweier Zellen zu einer, wie solche der Befruchtung und der Conjugation, wenigstens in ihrer ursprünglichen Form, eigen ist. Ich habe schon seit vielen Jahren in meinen Vorlesungen hervorgehoben, dass Conjugation überhaupt keine Fortpflanzung ist, sondern viel eher das Gegentheil davon. Denn Fortpflanzung schliesst eine Vermehrung der Individuenzahl ein, mindestens doch um eins, hier aber liegt eine Verminderung vor: Zwei schmelzen zu Einem zusammen. Es hätte also schon längst geschlossen werden können, dass der Vorgang, den wir in der Conjugation

und in der Befruchtung vor uns sehen, an und für sich mit der Fortpflanzung nichts zu thun hat. Zu dieser Erkenntniss ist Maupas jetzt gekommen und entwickelt sie vollkommen klar und richtig, wenn er sagt, dass die Befruchtung bei den Metazoen zwar immer mit der Fortpflanzung verknüpft ist, dass dies aber an und für sich nicht nothwendig so sein müsse und dass thatsächlich bei den Infusorien die Conjugation nichts mit der Fortpflanzung zu thun habe. Die Meisten hatten bis dahin geglaubt, dass die Conjugation die erlöschende Fähigkeit zur Zweitheilung wieder auffrische; Maupas zeigt, dass dem nicht so ist, dass nicht nur die Zweitheilung nach der Conjugation zuerst langsamer erfolgt als vorher, sondern dass Thiere, die an der Conjugation gehindert werden, lange Zeit noch fortfahren, sich zu theilen.

Die Ansicht, welche er damit widerlegte, war keine durch sichere Beobachtungen der Wissenschaft aufgenöthigte gewesen, sondern eine von jenen Anschauungen, welche bewusst oder unbewusst aus andern überkommenen und eingewurzelten Anschauungen übertragen werden. Die „lebenweckende“ Befruchtung schien lange Zeit die Vorbedingung aller Entwicklung und Fortpflanzung zu sein. Die dem entgegenstehenden Thatsachen wirkten zunächst nicht stark genug, um diese Grundvorstellung zu erschüttern; das Vorurtheil, dass der Zauber der Befruchtung das eigentlich lebenserhaltende und lebenerweckende Princip sei, blieb bestehen, und die Thatsachen der ungeschlechtlichen und parthenogenetischen Fortpflanzung wurden mittelst irgend welcher Ausflüchte — Wirkung der Befruchtung über mehrere Generationen hinaus etc. — in das Prokrustes-Bett dieser Grundanschauung hineingezwängt.

Auch Maupas bleibt in dieser alten Grundanschauung halb noch stecken. Ogleich er richtig erkannt hat, dass Befruchtung und Fortpflanzung zwei ganz verschiedene, ja eigentlich entgegengesetzte Vorgänge sind, dass sie zwar verbunden sein können (bei den Metazoen), aber durchaus nicht immer verbunden sind (Protozoen), so behält er den-

noch die alte Ansicht von der das Leben erneuernden Wirkung der Amphimixis bei, nennt sie ein „rajeunissement karyogamique“ und erklärt sie für das Mittel, welches das sonst dem Tod verfallene Leben immer wieder von Neuem anfacht. Er vergisst ganz, dass diese Anschauung lediglich auf der Thatsache der Befruchtung bei den Metazoen beruht, d. h. auf der dort vorhandenen unzertrennlichen Verbindung von Befruchtung und Fortpflanzung, von welcher er selbst zeigt, dass sie bei den Protozoen fehlt. Die Consequenz dieses Fehlers, dass nämlich in diesem Fall das „post hoc“ kein „propter hoc“ ist, übersieht er und beharrt auf dem alten Standpunkte, der doch nur so lange Berechtigung hatte, als man noch glauben musste, dass neues Leben nur aus Amphimixis entstehen könne, d. h. dass Fortpflanzung stets mit Befruchtung verbunden sei.

Für mich ist — wie schon gesagt wurde — die Fähigkeit unbegrenzter Fortdauer des einmal begonnenen Lebensprocesses die eigentliche Grundeigenschaft desselben. Dieselbe fehlt nun bekanntlich so zahlreichen Lebensformen, dass man sie die längste Zeit ganz übersehen und grade die zeitliche Beschränkung des Lebens und den Eintritt des natürlichen Todes für ein alles Lebendige beherrschendes Grundgesetz gehalten hat. Ohne Zweifel ist die Fähigkeit zur Unsterblichkeit in sehr vielen Fällen grösseren und kleineren Complexen lebender Substanz verloren gegangen, und es scheint mir von Interesse, den Ursachen nachzuforschen, welche diesen Verlust herbeiführten, ihn nothwendig oder doch vortheilhaft machten.

Es sei nur kurz daran erinnert, in welcher Weise sich die Sterblichkeit der Metazoen verstehen lässt, da in früheren Aufsätzen davon bereits gehandelt wurde und meine Ansicht darüber sich in keinem wesentlichen Theil geändert hat. Die Unsterblichkeit der Einzelligen übertrug sich bei den Metazoen und Metaphyten auf die Keimzellen, mögen diese nun geschlechtlich differenzirt, d. h. für die Amphimixis eingerichtet sein, oder nicht. In beiden Fällen besitzen sie die

potentielle Unsterblichkeit, d. h. sie können unter den ihnen durch ihre Zusammensetzung vorgeschriebenen Bedingungen die Lebensbewegung ins Unbegrenzte fortsetzen. Für die geschlechtlich differenzierten Keimzellen gehört zu diesen Bedingungen die Vereinigung zweier derselben in der Amphimixis, bei den „agamen“ und parthenogenetischen Keimzellen fällt diese Bedingung entweder ganz aus, oder sie braucht nur nach gewissen Perioden einmal wieder erfüllt zu werden.

Ich will nicht wiederholen, warum nach meiner Ansicht dem Soma der Metazoen die Fähigkeit unbegrenzter Fortdauer verloren gehen konnte oder musste, und warum für dasselbe der natürliche Tod eingeführt wurde; ich will nur daran erinnern, dass jede Fähigkeit nach dem Princip der Panmixie verloren gehen muss, sobald sie aufgehört hat nothwendig zu sein. Sobald aber die Differenzirung in Soma und Keimzellen, d. h. die Bildung von Metazoen und Metaphyten, erfolgt war, trat dies ein; die Art konnte erhalten werden, auch ohne dass das einzelne Individuum unsterblich blieb. Ob diese Unsterblichkeit bei der hohen Differenzirung des Metazoenkörpers überhaupt noch möglich, und wenn dies, ob sie nützlich gewesen wäre, kann hier unerörtert bleiben — genug, sie war nicht nothwendig.

Bei den Protozoen war sie die unvermeidliche Vorbedingung für die Erhaltung der Arten.

Potentielle Unsterblichkeit kommt also nur den niedersten Organismen bis herauf zu den Einzelligen, und den Keimzellen der Vielzelligen zu, aber auch hier ist sie an die Erfüllung von Bedingungen geknüpft, und diese sind nicht nur die gewöhnlichen Bedingungen der Ernährung, der passenden Medien u. s. w., sondern in den meisten Fällen gesellt sich dazu noch die Bedingung der Amphimixis.

Das Auftreten der Amphimixis in der Organismenwelt.

Wenn wir nun nicht im Stande wären, irgend einen Effect der Amphimixis zu ermitteln, der uns die Allgemeinheit dieser Erscheinung verständlich machte, dann bliebe wohl nichts übrig, als die Verjüngungstheorie anzunehmen. Denn nicht nur zeigt uns die Amphimixis eine Ausbreitung über die gesamte Organismenwelt, soweit wir dieselbe genauer kennen, sondern die Gestaltung derselben ist in tiefgreifender Weise durch sie bedingt und würde ohne sie eine wesentlich andere sein.

Es wurde oben schon geltend gemacht, dass die Nothwendigkeit einer Ontogenese bei den Metazoen wesentlich auf der Nothwendigkeit der Amphimixis beruht, indem dieselbe die Concentrirung der gesamten Anlagen der Art im Kern einer einzigen Zelle zur Voraussetzung hat. Aber nicht nur alle die verschiedenen Formen der direkten Ontogenese, sondern auch die verwickelten und so verschiedenartigen Formen des Generationswechsels bei Thieren und Pflanzen beruhen zum grossen und wesentlichsten Theil auf der Nothwendigkeit, Amphimixis möglich zu machen. Ich sage: „Nothwendigkeit“, weil ich Alles, was wirklich ist, auch für nothwendig halte, auch das, was wir gewöhnlich nur für nützlich erklären, denn in der Natur scheint mir das wirklich Nützliche, d. h. dasjenige, was nicht etwa nur allein für sich gedacht, sondern in Verbindung mit allen seinen Consequenzen nützlich ist, immer auch nothwendig zu sein. Das Nützliche wird zum Nothwendigen, sobald es möglich ist. In diesem Sinne wird man die Amphimixis, weil sie offenbar einen tiefen und wesentlichen Nutzen mit sich führt, für nothwendig erklären dürfen.

Wie wenig sie aber im gewöhnlichen Sinn nothwendig ist, das zeigt am besten ihre ungemein elastische Anpassungsfähigkeit.

Wäre sie wirklich eine „Verjüngung“, d. h. eine Verhinderung des sonst unvermeidlichen Todes, dann müssten wir sie als einen Fundamentalvorgang ausnahmslos überall vorfinden. Dass dies nicht der Fall ist, braucht nicht erst gesagt zu werden. Am allerwenigsten dürfte ihr Auftreten also in offener Abhängigkeit von den äussern Lebensbedingungen stehen. Grade dies aber ist der Fall; ihre Periodicität lässt sich als auf Anpassung beruhend nachweisen.

Bei vielen Tausenden höherer Thierarten tritt Amphimixis jedesmal zwischen je zwei Generationen ein; kein Ei kann sich ohne Befruchtung entwickeln. So ist es bei sämtlichen Wirbelthieren. Dann sehen wir plötzlich einzelne Ausnahmen von diesem vermeintlichen Gesetz in dem Kreis der Gliederthiere auftauchen. Die Eier, von denen man glaubte, sie müssen befruchtet werden, um sich entwickeln zu können, haben bei einer Art zur Hälfte die Fähigkeit erlangt, auch ohne Befruchtung sich zu entwickeln, und zwar zu männlichen Thieren (Biene), während dieselben Eier, wenn sie befruchtet werden, zu weiblichen Thieren werden. Wie aber hier die Männchen, so entstehen bei den Blattläusen Weibchen aus unbefruchteten Eiern, und zwar werden hier nicht bloss eine, sondern zwei, drei oder selbst viele Generationen hintereinander ohne Amphimixis hervorgebracht, dann aber folgt wieder eine Geschlechtsgeneration und Amphimixis findet statt. Wie wenig es sich bei diesem Vorgang um einen Vermehrungsprocess handelt, wie derselbe vielmehr nur äusserlich in den meisten Fällen mit diesem verbunden ist, das zeigt sich bei den Rindenläusen, z. B. bei Phylloxera, denn, wie schon gesagt, besteht ihre Geschlechtsgeneration aus winzigen Thieren ohne Mund und ohne Fähigkeit der Nahrungsaufnahme. Die Weibchen legen nur ein einziges Ei, so dass also hier wie bei der ursprünglichen Form der Conjugation die Zahl der Individuen durch die Fortpflanzung nicht vermehrt, sondern auf die Hälfte herabgesetzt wird. Die Natur könnte uns nicht deutlicher sagen, welchen hohen

Werth sie auf die Amphimixis legt, aber auch nicht eindringlicher predigen, dass Vermehrung und Amphimixis zwei getrennte Dinge sind, und dass die Belebung neuer Keime nicht von letzterer in Abhängigkeit zu stehen braucht.

Wäre Amphimixis ein Verjüngungsprocess, dann könnte seine Wiederholung im Lebenslauf der Arten nicht so kolossalen Schwankungen ausgesetzt sein, bald in jeder Generation sich wiederholen, bald eine, bald zwei, drei, zehn Generationen überspringen, bald in vierzig Generationen ausbleiben, wie ich es für *Cypris reptans* nachgewiesen habe. Man hat freilich gesagt, es käme hier nicht auf die Generationszahlen der Individuen, sondern auf die der Zellen an, und hat sich die Sache so vorgestellt, als ob etwa nach jeder millionsten oder hunderttausendsten Zellgeneration wieder eine Amphimixis eintreten müsse, damit das Leben andauere. Man hat auch — wie oben schon erwähnt wurde — die „agamen“ Zellgenerationen der Infusorien, welche zwischen einer und der folgenden Conjugationsperiode sich folgen, der Gesamtheit der Zellen verglichen, welche die Person eines Metazoens zusammensetzen, und diese ontogenetischen Zellfolgen in ihrer Gesamtheit den Millionen von Individuen der Infusorien-Colonie gleichgestellt. Für eine bestimmte Zahl von Zellgenerationen soll dann in dem einen und dem andern Fall die verjüngende und lebenerneuernde Wirkung der Amphimixis ausreichen. Ich muss bekennen, dass ich dies für Naturphilosophie im schlechten Sinne, d. h. für Spielerei mit unklaren Begriffen halte. Widerlegt wird es schon durch die eine Thatsache, dass der Zellcyklus der Ontogenese bei den höchsten Wirbelthieren und ihrem niedersten Vertreter, dem *Amphioxus* an Länge gradezu unvergleichbar ist, und nicht minder durch die Erscheinungen der cyklischen Entwicklung, welche uns zeigen, dass in dem einen Fall die Befruchtung nur für eine Ontogenese, im andern für zwei, im andern für drei, sechs oder zehn Ontogenesen ausreicht, gar nicht zu reden von den Fällen, in welchen vierzig Ontogenesen aufeinander folgten, ohne dass Amphimixis wiederkehrte.

Betrachtet man die Amphimixis als eine Anpassung, wenn auch als eine solche von hoher Wichtigkeit, so klären sich die Erscheinungen in einfacher Weise. Wir nehmen nichts an, als dass Amphimixis vortheilhaft ist für die phyletische Entwicklung des Lebens, inclusive die Erhaltung der einmal erreichten Anpassungshöhe jeder Lebensform (Art), denn diese hängt ebenso sehr von der unausgesetzten Thätigkeit der Naturzüchtung ab, als die Umprägung der Arten. Je öfter Amphimixis also im Leben einer Art wiederholt werden kann, um so besser wird diese erhalten werden, um so leichter auch wird sie sich neuen Lebensbedingungen anpassen, d. h. sich umformen.

Bei den Einzelligen muss Amphimixis zuerst in der Gestalt aufgetreten sein, in der wir sie heute noch bei den meisten Einzelligen (Flagellaten, Sporozoen, Rhizopoden) kennen: nämlich als völlige Verschmelzung zweier Bionten zu einem¹⁾.

Da dieser Vorgang der Fortpflanzung, d. h.

¹⁾ Maupas schiebt mir (a. a. O. p. 492) die Meinung zu, dass Conjugation bei niederen und höheren Protozoen verschiedene Bedeutung hätte, und findet diese „manière de voir“ „superficielle“ etc. Ich habe nie eine solche Ansicht gehabt, und die einzige Stelle, die in solcher Weise missverstanden worden sein kann („Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung“, p. 52), handelt von der phyletischen Entstehung der Conjugation. Wer die Stelle nachlesen will, wird dort eine mit aller Reserve ausgesprochene Vermuthung über die ursprüngliche Bedeutung der Verschmelzung zweier Einzelligen finden. Einen Anfang muss die Conjugation doch gehabt haben, und da sie in ihrer heutigen Gestalt in meinen Augen eine Variabilitätsquelle bedeutet, so muss sie ursprünglich eine andere Bedeutung gehabt haben, denn um ihren Nachkommen Variabilität zu sichern, werden sich schwerlich je zwei Moneren vereinigt haben. Es muss also hier ein Funktionswechsel stattgefunden, oder wie Dohrn es seinerzeit sehr klar schon ausgedrückt hat: es muss eine Nebenwirkung der ursprünglichen Hauptwirkung später zur Hauptsache geworden sein. Maupas nimmt die Conjugation als etwas Gegebenes und macht keinen Versuch, sie als etwas Gewordenes zu begreifen. Ich mache ihm daraus keinen Vorwurf, aber sollte es wirklich so „oberflächlich“ sein, auch über die Entstehung einer Einrichtung nachzudenken?

der Vermehrung direkt entgegenarbeitet, so konnte er nur in grösseren Perioden sich wiederholen, sollte nicht die Vermehrung einer solchen Colonie wesentlich beeinträchtigt werden. So sehen wir denn heute noch die Conjugation bei den Einzelligen periodisch auftreten, und zwar — wie uns Maupas von den Infusorien gelehrt hat — erst nach einer grossen Zahl von Generationen (120—300) sich wiederholen.

Bei den Metazoen war Amphimixis, wie wir sahen, nur dadurch möglich, dass dieselben sich — möchten sie auch noch so zusammengesetzt sein aus Millionen in verschiedenster Weise differenzirten und zu Geweben, Organen und Systemen combinirten Zellen — dennoch wieder mit allen ihren Anlagen in den winzigen Raum der Kernsubstanz einer einzigen Zelle zurückzogen oder concentrirten. Die Folge war eine höchst verwickelte Ontogenese, und es liegt auf der Hand, dass vielerlei Lebensverhältnisse eintreten konnten, welche es wünschenswerth erscheinen liessen, dass die Vermehrung der Art nicht blos und ausschliesslich auf diesem langen, umständlichen und deshalb gefahrvollen Weg erfolgte, dass also nicht die Entstehung eines jeden neuen Individuums mit Amphimixis verbunden wurde. So begreifen wir die grosse Ausdehnung und Anwendung der „ungeschlechtlichen“ Fortpflanzung bei den niederen Metazoen, wie bei den Pflanzen.

Es kommt aber hier noch ein Moment hinzu, nämlich die bei beiden genannten Gruppen eintretende Bildung einer höheren Individualitätsstufe: des Stockes. Diese war nur durch Theilung oder Knospung der Personen zu erreichen, d. h. durch eine Art der Vermehrung, welche einen inneren Zusammenhang der aus einander hervorgehenden Personen möglich macht. Diese Art der Vermehrung liess sich aber nicht mit Amphimixis verknüpfen, weil bei ihr die mechanischen Vorbedingungen dazu fehlen. So gab es sich also hier schon durch die Stockbildung, dass Amphimixis nicht in jeder Generation von Personen, sondern nur periodisch in bestimmten Generationen derselben auftrat, und daraus folgte

dann die Einführung des Generationswechsels, d. h. des Wechsels einer Vermehrung mit und einer solchen ohne Amphimixis. Vieles spielt hier noch mit hinein, was an dieser Stelle weiter auszuführen überflüssig wäre, so vor Allem die allmählig immer höher entwickelte Individualisirung des Stockes durch Differenzirung seiner Personen nach dem Princip der Arbeitstheilung, wie solches schon durch Rudolph Leuckart vor so langen Jahren in überzeugender Weise entwickelt wurde.

Wir verstehen also, warum hier eine kürzere oder längere Reihe von Generationen vorübergeht, ehe wieder einmal die Vermehrung mit Amphimixis verbunden ist. Es ist die nothwendige Folge der Bildung hochdifferenzirter Thierstöcke.

Natürlich soll damit nicht entfernt geleugnet werden, dass ein Wechsel der Fortpflanzungsweise nicht auch ohne Stockbildung eintreten könnte. In derselben Gruppe der Polypen und Quallen, in welcher der eben berührte Generationswechsel eine so verbreitete Erscheinung ist, finden wir auch Arten, die keine Stöcke bilden und die dennoch eine Reihe von Generationen auf dem Wege der Theilung oder Knospung hervorbringen, ehe wieder eine Periode geschlechtlicher Fortpflanzung eintritt. Hier ist offenbar der blosse Wegfall der umständlichen und gefahrvolleren Embryogenese und die damit verbundene raschere Vermehrung das ausschlaggebende Moment gewesen, welches die Amphimixis auf bestimmte Generationen beschränkt hat. So verhält es sich bei unserem Süßwasserpolyphen, der Hydra. Die Länge der „agamen“ Perioden ist durch die äusseren Lebensbedingungen so regulirt, dass die durch die Amphimixis bedingte Concentrirung sämtlicher Anlagen der Art in einer Zelle zugleich dazu benutzt wurde, um Dauereier zu bilden, d. h. um die Art über die ungünstige Jahreszeit hinüber zu bringen.

Wie wenig aber die Existenz und die Dauer ungeschlechtlicher Vermehrungs-Perioden mit der Zahl der das einzelne Bion zusammensetzenden Zellen zu thun hat, ergibt sich wieder aus dem gänzlich verschiedenen Verhalten nächstverwandter Thierformen. In derselben Gruppe der Polypen-Medusen finden

wir Arten mit langer Periode ungeschlechtlicher Fortpflanzung neben anderen, bei welchen dieselbe gänzlich ausgefallen ist, und somit jede Generation unter dem direkten Einfluss der Amphimixis steht, d. h. aus befruchtetem Ei hervorgeht. Es gibt bekanntlich Medusen, welche von einem Polypenstock hervorknospen und welche als die Geschlechtsgeneration dieses Stockes damit zugleich das Ende einer Reihe von ungeschlechtlichen Generationen bezeichnen, und es gibt andere Medusen, welche stets nur aus einem befruchteten Ei entstehen und selbst nur befruchtungsbedürftige, d. h. auf Amphimixis eingerichtete Eier hervorbringen.

In anderer Weise hängt die Organisationshöhe mit der Einschaltung ungeschlechtlicher Generationen zwischen die geschlechtlichen und also mit der Periodicität der Amphimixis zusammen. Insofern nämlich, als die ungeschlechtlichen Fortpflanzungsarten der Theilung und Knospung bei den höchsten und complicirtesten Metazoen nicht mehr ausführbar sind. Nur bei den niedersten Thierkreisen der Metazoen, bei Coelenteraten, Würmern und Echinodermen kommen sie noch vor, schon bei den Gliederthieren fehlen sie und ebenso bei Mollusken und Wirbelthieren.

Hier — so könnte man denken — wird nun also jeder Act der Vermehrung auch mit Amphimixis verbunden sein, denn wenn Vermehrung durch Theilung und Knospung der Complicirtheit des Baues dieser Thiere halber nicht ausführbar war, und daher die Rückkehr zu einzelligen Keimen doch in jeder Generation erfolgen und eine umständliche Ontogenese durchgeführt werden musste, so wird sich die Natur den Vortheil nicht haben entgehen lassen, mit der Einzelligkeit der Keime jedesmal auch Amphimixis zu verbinden. Wir müssten also erwarten, in diesen Thiergruppen nur noch geschlechtliche Fortpflanzung vorzufinden. In dieser Erwartung finden wir uns aber insofern doch getäuscht, als sie nur in der grossen Mehrzahl der Fälle eintritt. In einer Minderzahl aber ist die Amphimixis nicht allgemein durchgeführt, trotzdem die Einzelligkeit der Keime sie so leicht gestattete, sie auch bei

dieser Minderzahl bereits mit der Fortpflanzung verknüpft gewesen war und nur in verschiedenem Grade wieder aufgegeben wurde. Nichts zeigt besser als diese Fälle der parthenogenetischen Eientwicklung, wie auch hier das Nützlichkeits-Princip das ausschlaggebende ist. Die Umwandlung der ursprünglich grade für die Ermöglichung der Amphimixis geschaffenen weiblichen Geschlechtszellen zu Keimen, welche der Befruchtung nicht mehr bedürfen, ist der Kunstgriff, dessen sich die Natur dort bedient hat, um Amphimixis zu vermeiden, wo eine Fortpflanzung durch Theilung oder Knospung wegen allzu hoher Differenzirung des Körperbaues nicht mehr möglich ist.

Hierin liegt — wie beiläufig erwähnt sei — die Lösung eines Räthsels, das mir lange Zeit unlösbar schien, nämlich der auffallenden Beschränkung der Parthenogenese auf wenige bestimmte Gruppen des Thierreichs. Sie findet sich bekanntlich nur bei Crustaceen, Insekten und bei den Räderthieren; weder bei Würmern, noch bei Coelenteraten und Echinodermen¹⁾, und ebensowenig wieder bei den höchsten Thierkreisen, den Mollusken und Wirbelthieren, ist sie nachgewiesen. Die Lösung liegt darin, dass die niederen Thierkreise der Parthenogenese entbehren, weil sie sie nicht nöthig hatten. Wo hier eine Vermehrung ohne Amphimixis vortheilhaft war, konnte sie leichter und besser durch Theilung oder Knospung erreicht werden. Das Fehlen der Parthenogenese bei den höheren Thierkreisen möchte aber wohl darin seinen Grund haben, dass hier keine Momente eintraten, welche es vortheilhaft erscheinen liessen, die Amphimixis von dem Vermehrungs-Vorgang abzulösen. Dies wird besonders deutlich, wenn wir untersuchen, aus welchen Gründen dies bei den Gliederthieren vielfach vortheilhaft gewesen sein muss.

¹⁾ Es ist mir nicht unbekannt, dass sie für einzelne Echinodermen behauptet worden ist. Ob es sich aber hier wirklich um Parthenogenese handelt, scheint mir noch zweifelhaft. Uebrigens würden einzelne Ausnahmen hier die Bedeutung der Regel nicht beeinträchtigen.

Periodische Ungunst der Lebensbedingungen hat vielfach den Anlass zur Einführung der Parthenogenese bei Arthropoden und Räderthieren gegeben. Ich brauche nur auf meine oben schon angezogenen Daphniden-Arbeiten zu verweisen, in welchen diese Frage bereits eingehend erörtert wurde. Ueberall wo eine Art auf kleinen Wohngebieten zerstreut lebt, und wo diese rasch wechselnden äusseren Einflüssen ausgesetzt sind, die kürzere Zeit hindurch zwar sehr günstig für Leben und Vermehrung, dann aber plötzlich ganz ungünstig, ja zerstörend werden, muss es von grossem Vortheil sein, wenn eine möglichst rasche Vermehrung der Individuen während der günstigen Perioden stattfinden kann. Darin liegt, so zeigte ich damals, der Vortheil der Parthenogenese in diesen Fällen; denn einmal muss die Vermehrung schon allein dadurch eine um das Vielfache intensivere werden, wenn alle Individuen Weibchen sind, oder, allgemeiner ausgedrückt, wenn alle Keimzellen, welche überhaupt hervorgebracht werden, ein neues Thier liefern. Eine weitere Beschleunigung der Vermehrung tritt aber noch dadurch ein, dass jede Verzögerung der Entwicklung, wie sie durch die Copulation und Befruchtung gesetzt wird, wegfällt.

Von diesen Gesichtspunkten aus erklärt sich nicht nur die Einführung parthenogenetischer Entwicklung im Allgemeinen, sondern auch ihre specielle Gestalt im einzelnen Falle. Bei Daphniden, welche, wie die Moina-Arten, kleine, rasch sich füllende, aber auch rasch wieder austrocknende Pfützen bewohnen, ist die Zahl der vom Beginn der Coloniegründung an sich folgenden rein parthenogenetischen Generationen eine sehr kleine. Bei *Moina paradoxa* und *rectirostris* treten schon in der zweiten Generation Männchen auf, und einzelne der Weibchen bilden befruchtungsbedürftige Dauereier. Geschähe dies nicht, träte nicht geschlechtliche Fortpflanzung, d. h. Vermehrung mit Amphimixis, schon sehr bald nach Gründung der Colonie ein, so würde es häufig vorkommen müssen, dass plötzliche Trockniss die Colonie vernichtete, ohne dass „Dauereier“ gebildet worden wären, die

das Leben derselben in latentem Zustand über die Periode der Austrocknung hin erhalten; die Colonie würde völlig aussterben. Nun hätten ja — so könnte man einwerfen — recht gut auch parthenogenetische Eier mit Dauerschale versehen werden können, wie dies thatsächlich bei anderen Phyllopoden, z. B. *Apus*, geschehen ist. Aber offenbar handelte es sich hier grade darum, der Art den Vorthail der periodisch sich wiederholenden Amphimixis zu sichern, und so wurde diese mit der Bildung der Dauereier verbunden, und die Fortpflanzung so regulirt, dass die Zahl der parthenogenetischen Generationen von der durchschnittlichen Dauer der günstigen Lebensperiode bestimmt wurde. So folgen sich bei den Sumpfbewohnern unter den Daphniden mehrere rein parthenogenetische Generationen, ehe wieder eine zweigeschlechtliche folgt; bei den Seebewohnern aber, deren Existenzbedingungen in unseren Breiten nur durch die Winterkälte unterbrochen werden, ist der Cyklus noch länger. Bei einzelnen Arten kann die Amphimixis sogar ganz aufgegeben werden, und zwar scheint dies am ehesten dann zu geschehen, wenn nicht zweierlei Eier gebildet werden, von welchen die einen zugleich die Dauereier und befruchtungsbedürftig sind, sondern wenn nur eine Art von Eiern gebildet wird, die dann natürlich auch mit schützender Dauerschale versehen sein müssen. So sind bekanntlich bei *Apus cancriformis*, dem gemeinen Kiefenfuss, die meisten seiner Colonien rein parthenogenetisch, und dasselbe findet sich bei einer grösseren Anzahl von Muschelkrebschen des Süsswassers.

Als ich vor einem Jahrzehnt zum ersten Male auf die Parthenogenese dieser kleinen Krebse aufmerksam machte ¹⁾, konnte ich schon drei Stufen dieser Fortpflanzung bei ihnen unterscheiden, die erste durch solche Arten gebildet, welche, wie z. B. *Cypris monacha*, in jeder Generation sich geschlechtlich fortpflanzen, dann eine zweite, bei welcher mehrere

¹⁾ Siehe: Zoolog. Anzeiger 1880, p. 72 „Parthenogenese bei Ostracoden“.

parthenogenetische Generationen mit einer geschlechtlichen abwechseln, und schliesslich eine dritte, welche aus solchen Arten bestehen, bei welchen Männchen bisher noch nie gefunden werden konnten und von welchen heute bei einer Art, *Cypris reptans*, vierzig Generationen lang die reine Parthenogenese durch Beobachtung festgestellt wurde.

Warum nun in diesem und einigen andern Fällen der Vortheil der *Amphimixis* gänzlich aufgegeben wurde, muss dahingestellt bleiben. Nicht jedes Räthsel der Biologie ist heute schon lösbar oder mit Vortheil discutirbar. Doch möchte es sich hier wohl nicht mehr allein um Anpassung handeln, sondern um ein gewissermassen elementares Ueberwuchertwerden der mit *Amphimixis* verbundenen Vermehrung durch die Parthenogenese. Nicht Alles, was wünschenswerth ist, ist auch möglich, und nachdem einmal die Parthenogenese den Vererbungs-Anlagen einer Art einverleibt ist, mögen Verhältnisse eintreten können, unter welchen die Parthenogenese durch die Macht der Vererbung auch auf die Zweigeschlechtliche Generation übertragen wird, ohne dass Selection etwas dagegen ausrichten könnte. Mag übrigens diese Andeutung auf richtige Pfade führen, oder nicht, jedenfalls ist es für die hier im Vordergrund stehende Frage klar, dass das Aufgeben eines Vorthails immerhin im Allgemeinen begreiflich ist, während das Aufgeben eines „Verjüngungsprocesses“ des Lebens mit der Fortdauer dieses Lebens in Widerspruch steht.

Es würde von grossem Interesse sein, die verschiedenen Fälle von Parthenogenese von den hier aufgestellten Gesichtspunkten aus genauer ins Auge zu fassen, indessen kennen wir die Lebensverhältnisse der in Betracht kommenden Thiere vielfach nicht hinreichend genau, um die Vorthelle abwägen zu können, die der Wegfall der *Amphimixis* oder besser die Einführung der Parthenogenese in einer grösseren oder geringeren Anzahl von Generationen ihnen gewähren musste. Einige Andeutungen in dieser Richtung seien aber noch gestattet.

Bei der artenreichen Gruppe der Blatt- und Rinden-

läuse spielt Parthenogenese eine grosse Rolle. Theils werden die Eier abgelegt, theils auch machen sie die Embryonalentwicklung im Innern des Mutterthieres durch. In beiden Fällen beruht der Vortheil der Parthenogenese wie bei den Daphniden auf der ungemein gesteigerten Vermehrung, die natürlich bei den viviparen Aphiden am raschesten ist, da hier die Jungen, ehe sie noch geboren sind, schon selbst wieder Embryonen in sich erzeugen. Es handelt sich aber hier wohl weniger um eine möglichst rasche Ausnutzung einer der Zeit nach beschränkten und wechselvollen Entwicklungsperiode der Colonie, als vielmehr um die möglichst intensive Ausbeutung einer in den Pflanzensäften überaus reichlich gegebenen Nahrungsquelle. Die massenhafte Hervorbringung von Individuen sichert die Colonie und damit auch die Art vor der Vernichtung durch ihre zahlreichen Feinde, die dann wieder grade durch das massenhafte Auftreten ihrer Opfer selbst wieder an Zahl wachsen und so die Schnelligkeit der Vermehrung dieser Pflanzen-Parasiten auf das höchstmögliche Maass steigern mussten. Hier sehen wir dann auch viele rein parthenogenetische Generationen einander folgen, und die Amphimixis wird nur durch eine einzige Generation von Männchen und Weibchen gesichert, die gegen den Schluss der Periode reichlichsten Nahrungs-Vorraths auftritt.

Umgekehrt finden wir bei vielen Gallwespen je eine parthenogenetische mit je einer zweigeschlechtlichen Generation abwechseln, und zwar gewöhnlich so, dass die Geschlechtsgeneration im Sommer, die parthenogenetische im ersten Frühjahr oder selbst im Winter auftritt. Dass diese beiden Generationen auch in ihrem Bau verschieden sind, oft sogar sehr verschieden, hängt damit zusammen, dass sie ganz verschiedenen Lebensbedingungen ausgesetzt sind, dass sie vor Allem ihre Eier in andere und anders beschaffene Pflanzentheile legen und deshalb einen ganz verschiedenen Lege-Apparat besitzen müssen u. s. w. Doch das braucht uns hier nicht zu beschäftigen. Der Vortheil des Ausfalls der Amphimixis in der Wintergeneration scheint mir hier in

der aussergewöhnlichen Ungunst der äussern Lebensbedingungen zu liegen, welchen diese Generation ausgesetzt ist. Manche von diesen kleinen Wespen, z. B. *Biorhiza aptera*, schlüpft mitten im Winter an warmen Tagen des Decembers oder Januars aus, um sofort an den Eichenbüschen hinauf zu kriechen und ihre Eier in die Tiefe der Winterknospen abzulegen, deren schützende harte Deckblätter sie mit ihrem Legestachel mühsam durchbohrt. Ohne Nahrung zu sich zu nehmen, und oft unterbrochen von eintretender Kälte oder der langen Nacht, setzt sie dies Geschäft fort, bis sie ihre Eier alle geborgen hat, oder bis der Tod durch Schnee oder Kälte sie darin unterbricht. Es leuchtet ein, dass dies Verhältnisse sind, unter denen viele Thiere zu Grunde gehen müssen, ehe sie die Eiablage vollzogen haben, und so musste es gewiss ein grosser Vorthail für die Erhaltung der Art sein, wenn nicht nur das sich Aufsuchen der Geschlechter und die Begattung wegfallen konnte, sondern wenn auch jedes Thier, das überhaupt sich durchkämpfte, auch gleich entwicklungsfähige Keime ablegen konnte — wenn jedes Weibchen war.

Es liesse sich über die Anlässe zur Beseitigung der Amphimixis aus einzelnen oder mehreren Generationen noch Vieles sagen; das Wenige aber wird genügen, um zu zeigen, dass die Einführung der Parthenogenese auf Anpassung an die Lebensverhältnisse beruht, dass die Fortpflanzung ohne Amphimixis überall da aus der geschlechtlichen Fortpflanzung hervorgeht, wo ein bedeutender Vorthail für die Erhaltung der Art darin gelegen ist. Wir dürfen wohl annehmen, dass es sich dabei um ein Abwägen der Vorthteile handelt, welche die Einführung der Parthenogenese bringen muss, gegenüber den Nachtheilen, welche das Aufgeben der Amphimixis mit sich führt. Wir haben nun zwar für die Letzteren noch viel weniger ein sicheres oder selbst nur annäherndes Maass, als für die Ersteren; aber wenn überhaupt meine Ansicht von der Bedeutung der Amphimixis als des Urquells der indivi-

duellen Variation richtig ist, dann wird ihr Aussetzen in einzelnen Generationen oder selbst in einer Reihe von Generationen leicht dadurch ausgeglichen werden, dass sie doch immer wieder eintritt und immer wieder von Neuem die Complexe individueller Anlagen zu neuen Combinationen durcheinander mischt. Der Schaden wird um so geringer sein, je grösser die Fruchtbarkeit der Art ist, und damit mag es zusammenhängen, dass wir Parthenogenese meist nur bei Arten mit grosser Fruchtbarkeit antreffen. Individuen, welche von der Höhe der Art-Organisation einen Schritt herabgesunken sind, werden um so eher durch den Kampf ums Dasein ausgemerzt werden dürfen, ohne dass dadurch der Bestand der Art selbst bedroht erscheint. Vielleicht liegt darin der Grund, warum bei einigen wenigen Arten von Krebsen (Cypris-Arten) und Insekten (*Rhodites Rosae*) die Amphimixis gänzlich ausfallen konnte, ohne dass sich doch bisher irgend ein Zeichen der Art-Degeneration bei ihnen erkennen lässt.

So viel darf behauptet werden, dass der Ausfall der Amphimixis, wo er auch immer stattfindet, seinen ersten Grund in Anpassung hat, dass der Wechsel zwischen ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Vermehrung, wie wir ihn bei Polypen-Medusen, Bandwürmern u. s. w. finden, in ähnlichen Anforderungen der Lebensbedingungen seinen Grund hat, wie der Wechsel zwischen ein- und zweigeschlechtlichen Generationen, wie wir ihn von Insekten, Crustaceen u. s. w. kennen. In beiden Fällen wird die Amphimixis auf bestimmte Generationen beschränkt, weil sie nicht durchaus nothwendig in jeder Generation auftreten muss und weil ihre Beschränkung von grossem Vortheil ist. Das Mittel, durch welches diese Beschränkung herbeigeführt wird, ist in beiden Fällen ein anderes, nicht etwa weil parthenogenetische Entwicklung sich für die niederen Metazoen nicht hätte einrichten lassen, sondern weil die Natur ihrer hier nicht bedurfte, da sie über das viel wirksamere und gestaltungsreichere Mittel der Theilung und Knospung verfügt. Erst wo dieses ihr nicht mehr

zu Gebote stand, musste sie die Geschlechtszellen wieder so umwandeln, dass ihre Entwicklungsfähigkeit nicht mehr an Amphimixis gebunden war.

Es gibt wohl keine Pflanzen, denen das Vermögen der Vermehrung durch Knospung gänzlich abhanden gekommen wäre. Nicht nur die Bildung von Stöcken (Cormen), sondern auch die ausgiebigste Vervielfältigung der Personen und Stöcke auf diesem Wege stand der Natur hier überall zu Gebote, und sie hat davon im reichsten Maasse Gebrauch gemacht. Damit wird es wohl zusammenhängen, dass echte Parthenogenese im Allgemeinen selten ist bei den Pflanzen und sich nur in wenigen Gruppen vorfindet. Ich muss es besseren Kennern des Pflanzenreichs, als ich es leider bin, überlassen, die Gründe aufzusuchen, weshalb doch auch hier gelegentlich einzellige Keime, die ursprünglich auf Amphimixis eingerichtet waren, später in parthenogenetische Keime umgewandelt wurden. Der bei den niederen Pflanzenklassen ausgedehnt vorkommende Generationswechsel erscheint hier in einer etwas andern Gestalt als in den niedern Thierkreisen, insofern hier nicht nur die mit Amphimixis verknüpfte, sondern auch die agame Vermehrung von einzelligen Keimen ausgeht. Farne, Moose, Lycopodien bringen grosse Massen solcher „Sporen“ hervor, deren Einzelligkeit sicherlich nicht daher rührt, dass sie bei weit entlegenen Vorfahren auf Amphimixis eingerichtet gewesen wären. Vielmehr ist die Einzelligkeit dieser Keime wohl durch die andern Vortheile bedingt gewesen, welche, wie oben schon angedeutet wurde, in der Kleinheit derselben liegen: durch die Leichtigkeit ihres Transportes mittelst Wind und Wasser und durch die Möglichkeit ihrer massenhaften Hervorbringung.

Fassen wir zusammen, so hat sich gezeigt, dass Amphimixis überall da in die Lebenserscheinungen der Arten eingefügt ist, wo es ohne Schädigung anderer vitaler Interessen thunlich war, dass sie unabhängig von der Fortpflanzung

auftritt, wo eine Verbindung mit derselben zwar wohl möglich, aber nutzlos gewesen wäre — bei den Einzelligen —, dass sie sich mit der Fortpflanzung verbindet, wo sie eben nur dadurch erst möglich wird — bei den Vielzelligen. Es hat sich ferner gezeigt, dass sie um so häufiger in den Lebenslauf einer Art eingeschaltet ist, je mehr die Lebensverhältnisse derselben dies ohne sonstige Nachtheile gestatten. Wo es weder auf Stockbildung noch auf rapideste Vermehrung der Individuen in kürzester Zeit ankommt, da sehen wir Amphimixis mit der Entstehung jedes neuen Individuums verknüpft, wo aber die Existenz der Art gefährdet sein würde, falls nicht in raschester Folge und ohne allen Aufenthalt neue Generationen aus der alten entstanden, da sehen wir Amphimixis nicht als den unzertrennlichen Begleiter jeder Zeugung, sondern da tritt sie nur bei der Hervorbringung gewisser Generationen ein. Deutet dies Alles schon unverkennbar darauf hin, dass Amphimixis keine unerlässliche Bedingung des Lebens, keine Lebens-Erneuerung oder „Verjüngung“ sein kann, sondern ein Vorgang, der zwar von tiefgreifender Bedeutung, aber kein die Fortdauer des Lebensprocesses bedingender ist, so wird dies in noch helleres Licht gesetzt, wenn man erkennt, wie genau beim Wechsel agamer und amphimixotischer Fortpflanzung die Zahl der agamen Generationen entsprechend den Lebensbedingungen der Art geregelt ist. Die seltenere oder häufigere Wiederholung der Amphimixis im Lebensgang einer Art entspringt nicht der physischen Natur der Art, sondern ihren Lebensbedingungen; ihre Regulirung beruht auf Anpassung; sie kann auch ganz ausgeschaltet werden, und das Leben der Art dauert dennoch fort. Ich wüsste nicht, was uns veranlassen sollte, nachdem wir alles dieses erkannt haben, noch länger zu vermuthen, es müsse in der Amphimixis noch mehr enthalten sein, als ein für die Erhaltung und Umbildung der Arten wesentlicher Vorthail.



I N D E X.

- | | |
|---|---|
| <p>Abänderungen, correspondirende, der Kernsubstanz 786.</p> <ul style="list-style-type: none"> — erzüchtete 498. — eingesprengte 498. — primäre und sekundäre 498. 499. — somatogene und blastogene 498. 499. — morphologische, bei Pflanzen durch ungenügende Ernährung 492—495. 500. <p>Abt 607.</p> <p>Acanthia lectularia, Dauer des Lebens 49.</p> <p>Accommodation bei Pflanzen 502.</p> <p>Acineten, Entwicklung 180.</p> <p>Acridium, Dauer des Lebens 47.</p> <p>Actinia mesembryanthemum, Dauer des Lebens 61.</p> <p>Actinosphaerium, Encystirung 135.</p> <p>Activitäts-Hypertrophie 96.</p> <p>Adansonia, Dauer des Lebens 6.</p> <p>Adler, Dauer des Lebens 14.</p> <ul style="list-style-type: none"> — parthenogenetische Fortpflanzung der Rosen-Gallwespe 357. <p>Aenderungen, siehe Abänderungen.</p> <p>Aequationstheilung 436. 706. 724. 726. 779.</p> <p>Aglia tau, Eiablage 21. Dauer des Lebens 21. 65.</p> <p>Ahn plasmen 693. 694. 702. 704. 705.</p> <ul style="list-style-type: none"> — eine Einheit 705. 706. 710. — Reduktion derselben 100. | <p>Allgemein - Kreuzung 574. 575. 576.</p> <p>Altersperiode des Lebens 187. 188.</p> <p>Altersveränderungen der Gewebe 31. 38.</p> <p>Ameisen, Dauer des Lebens 10. 22. 55. 58.</p> <ul style="list-style-type: none"> — Verkümmern des Ernährungstriebes 580. — Männchen und Weibchen geflügelt 572. — Arbeiterinnen, Verkümmern der Flügel 572. 573. 583. — — Unfruchtbarkeit derselben 573. — Dauer des Larvenlebens 18. <p>Amöben, Theilungsprocess derselben 30. 70. 71.</p> <p>Amphimixis oder die Vermischung der Individuen 673. 767.</p> <ul style="list-style-type: none"> — als Conjugation und Befruchtung 677. — bei allen Einzelligen 677. 788. — Auftreten derselben in der Organismenwelt 677. 797. 811. — Vorgang der Idioplasmavermischung zweier Individuen und deren Nothwendigkeit 773. — Allgemeine Durchführung derselben 798. — Erneuerung oder Verjüngung der Lebenskraft 794. — periodische, bei den Einzelligen 798. |
|---|---|

- Amphimixis, Nothwendigkeit resp. Nützlichkeit derselben 811.
- Fortpflanzung ohne dieselbe überall im Interesse der Erhaltung der Art aus der geschlechtlichen Fortpflanzung hervorgehend 823.
 - Erklärung des Ausfalls derselben 823. 824.
 - die seltenere oder häufigere Wiederholung derselben entspringt den Lebensbedingungen der Art 826.
- Amphorina coerulea, Bildung von Richtungskörpern 227.
- Amsel, Dauer des Lebens 6. 13. 43.
- Amusische Krankheitsbilder 629.
- Ancylus, Dauer des Lebens 62.
- Andricus, Dauer des Lebens 57.
- Anisotropie 481.
- Anlage, musikalische, Steigerung derselben 602.
- „Anlagen“ im Keimplasma 704. 705. 709. 710.
- Anodonta, Dauer des Lebens 63. 64.
- Anpassung der Organismen an die Aussenwelt 115. 116.
- entscheidende Bedeutung derselben 307. 315. 316.
 - Erklärung derselben 308. 365.
 - bei Pflanzen 308. 315. 373.
- Aphatische Krankheitsbilder 629.
- Aphilotrix, Dauer des Lebens 57.
- Aphis, Dauer des Lebens 48.
- Apus, Fortpflanzung 181.
- Parthenogenese 604.
 - Entwicklung des Eies ohne Befruchtung 795.
- Arbeitstheilung 32. 33. 83. 163.
- Aristoteles, Vererbung durch Befruchtung 681.
- Art, physische Constitution derselben 350.
- Arten, Variabilität derselben bei Parthenogenese 742. 748. 754.
- Artemia, Parthenogenese 684.
- salina, Idantenzahl 739—742.
- Arthropoden, Funktion des Hautpanzers 571.
- Ascaris megalocephala, Befruchtung 212. 225. 657. 664. 695.
- Rhabditidenweibchen, Tod derselben durch die eigene Brut 156. 170.
- Ascaris megalocephala, Kerntheilung 282. 283.
- Samenbildung bei demselben 267. 696. 697. 701.
 - Eibildung bei demselben 698.
 - Zahl der Idanten 716. 730.
 - Neu-Combinirung der Ide 730. 731. 732. 733.
- Ascidien, Dauer des Lebens 63.
- Asseln, blinde 555.
- Assimilation, Problem derselben 80. 644. 794.
- Atrophie 96. 787.
- Vererbung derselben 512.
- Auerbach, Vorgänge der Kerntheilung 688.
- Augen, Fehlen oder Verkümmern derselben 554.
- B**ach 596. 597. 605. 606.
- Bacillariaceen, Conjugation bei denselben 791.
- Bär, Dauer des Lebens 16.
- Bär, v., E., „Versehen“ bei Schwangeren 542.
- Balanus, Richtungskörperchen.
- Balbani, Kerntheilung 225.
- Kernstäbchen im Micronucleus der Infusorien 776.
 - Polzellen der Dipteren 238.
 - Geheime Vorbefruchtung an den Keimstätten 683.
 - Bildung des Eifollikelepitels 268.
- Balfour, Befruchtungsakt 209.
- Gonoblastidentheorie 760.
 - Deutung der Parthenogenese 273.
 - Richtungskörperchen 260. 401. 405. 423. 680. 687.
- Bandwürmer, Tödlicher Einfluss der Fortpflanzung 156.
- Bary, de, Apogamie 354.
- Parthenogenetisch sich fortpflanzende Pilze 668. 683.
- Basidiomyceten, Parthenogenese bei denselben 683.
- Bauchkanalzelle bei den Pflanzen erinnert an die Richtungskörperchen bei den Thieren 269. 456.
- Befruchtung, Definition derselben 663.
- Nicht dynamisch wirkend 196. 282.
 - Ein Belebungs Vorgang 792. 795. 796.

- Befruchtung, Unterschied derselben von der Conjugation 775.
- Begrenzung des Wachstums des Individuums 37.
- des Organismus nach Zeit und Raum 35.
- Bellini 607.
- Bemerkungen zu einigen Tagesproblemen 639.
- Beneden, van, E., Beschreibung der Entwicklung von *Gregarina gigantea* 177.
- Kerntheilung 281.
- Befruchtung von *Ascaris megalocephala* 212. 225. 657. 664. 695.
- Richtungskörperchen 260. 691.
- Bedeutung der Richtungskörperchen 280. 287. 401. 405. 423. 706.
- Beobachtungen über Reduktionstheilung 401. 431. 432.
- In der Spermatogenese von *Ascaris* direkte und karyokinetische Kerntheilung 452.
- Entdeckung der Attraktionsphäre 762.
- Befruchtete Eizelle hermaphroditisch 658.
- Kernstäbchen 688.
- Auffassung der sexuellen Fortpflanzung als Verjüngungsprocess 307. 343. 658. 792.
- Scheinbare Auflösung der Idanten im ruhenden Kern 712.
- Benecke, Richtungskörperchen bei *Petromyzon* 264.
- Bergh, R., Kernstäbchen im *Micronucleus* der Infusorien 776. 777.
- Bergmann, Verwerfung der Lehre vom Versehen 542.
- Berlepsch, v., Beobachtung über den Tod von Drohnen 69. 70.
- Berthold, männliche Parthenogenese bei Algen 301. 664.
- Bessel, Eientwicklung bei den Bienen 286.
- Versuche an Bienenköniginnen 419.
- Bethoven 596. 597. 607. 630.
- Beweise, botanische, vermeintliche für eine Vererbung erworbener Eigenschaften 465. 471.
- Bichat, Schilderung von Altersveränderungen 24.
- Bienen, Dauer des Larvenlebens 17. 18.
- Dauer des Imagolebens bei Männchen und Weibchen 22. 56.
- Königin, Dauer des Lebens 22. 59. 185.
- Lebensdauer der Arbeiterinnen und Drohnen 59.
- Ueber Arbeiterinnen 66.
- Tod der Männchen 69. 140. 154.
- Rudimentäre Beinanlage im Embryo 101.
- Hochzeitsflug 106.
- Fusslosigkeit der Larven 583.
- Parthenogenese bei denselben 684.
- Eientwicklung 285. 286. 287.
- Entwicklung des Eies ohne Befruchtung 795.
- Binnenasseln, ungleiche Lebensdauer der beiden Geschlechter 65.
- Biogenetisches Grundgesetz nicht auf die Monoplastiden anzuwenden 178. 189.
- beruht auf der nothwendigen Rückkehr zur einfachen Zelle 182.
- Biorhiza, Dauer des Lebens 57.
- Bischoff, 5 Richtungskörperchen beim Kaninchen 403.
- Bivalven, Dauer des Lebens 63.
- Blaps mortisaga, Dauer des Lebens 54.
- Blaps fatidica, Dauer des Lebens 54.
- Blaps obtusa, Dauer des Lebens 55.
- Blastogene Abänderungen 498.
- Blattläuse, Parthenogenese bei denselben 821.
- Blattwespen, Dauer des Lebens 56.
- Blätter, Aderverlauf derselben 315.
- Blindwühlen, Fehlen des Gehörorgans 556. 583.
- Fehlen der Augen 583.
- Blochmann, Eireifung bei Bienen in Drohnenzellen und weiblichen Zellen 761.
- Bildung von Richtungskörperchen bei Insekteneiern 416. 422.
- Richtungskörperchen bei parthenogenetischen Eiern 687. 761.
- Blamfield, Zu Grunde gehende Theile der Samen-Mutterzellen 268.

- Blüthen, atypische 493.
 Böhm, Richtungstheilungen bei Petromyzon 803.
 Bombus, Arbeiterinnen 60.
 Bombycidae, Lebensweise 51.
 Bonellia viridis, Ungleiche Lebensdauer der beiden Geschlechter 65.
 Borret, Stummelschwanz, eine angeborene Bildungs-Anomalie 517. 518. 522.
 Born, Verlagerung des Kernes bei in Zwangslage befindlichen Eiern 212.
 — Doppelbildungen am Ei 461.
 Boveri, Befruchtung kernloser Seeigeleier 665. 671.
 — Zahl der Kernstäbchen in den jungen Keimzellen 696. 708.
 — Richtungskörperbildung, eine phyletische Reminiscenz 725.
 — Zahl der Idanten bei Sagitta 730.
 — Scheinbare Auflösung der Idanten im ruhenden Kern 112.
 — Ei- und Spermakern 690.
 Brahms, Johannes 607.
 Brindis y Salas 604.
 Brooks, Ueber Vererbung 198. 308. 390.
 Brown-Séguard, Vererbung künstlich erzeugter Missbildungen an Meerschweinchen 92.
 — Versuche an Meerschweinchen 308. 375.
 Brutpflege, bedingt eine Verlängerung des Lebens nach der Eiablage 185.
 Bryozoen, Dauer des Lebens 63.
 Bütschli, Conjugation der Infusorien 768.
 — Nachweis der Richtungskörper bei Nematoden 226.
 — Morphologische Wurzel der Richtungskörperchen 271.
 — Auffassung der sexuellen Fortpflanzung als Verjüngungsprocess 343. 792.
 — Zellnatur des Richtungskörperchens 404. 691.
 — Vorgänge der Kerntheilung 688.
 Bulimus, Dauer des Lebens 62.
 Bunge, Auffassung der Lebensvorgänge 686.
 Bunge, Unerklärbarkeit des Lebensvorganges aus den bekannten chemischen und physikalischen Kräften 793.
 Burdach, Schilderung von Altersveränderungen 24.
 — „Versehen“ bei Schwangeren 541.
 Buprestis splendens, Dauer des Lebens 54.
 Bythotrephes, Grösse der Samenzelle 210.
 — Grösse der parthenogenetischen Eier 290.
 Calberla, Befruchtung bei Neunaugen 210.
 Callwitz, Jakob 605.
 Carabidae, Dauer des Lebens 55.
 Carabus arratus, Dauer des Lebens 54.
 Carinaria, Zahl der Idanten 716.
 Carnoy, Beobachtungen über Reduktionstheilung 401. 432. 441. 706.
 — Zahl der Idanten bei Nematoden 730.
 — Samenbildungszellen von Arthropoden 435.
 Centrialkörperchen = Centrosomen Boveris 762.
 Centrosoma, wichtig für den Mechanismus der Kerntheilung 763.
 Cephalopoden, Dauer des Lebens 63.
 Cerambyx heros, Dauer des Lebens 54.
 Cetochilus septentrionalis, Richtungskörperchen 264.
 Chamisso, Gesang der Bewohner von Hawai und Tahiti 595.
 Charaktere, erworbene, Nichtvererbbarkeit derselben 307. 323.
 — rein morphologische bei den Pflanzen 314.
 — erbliche, individuelle beim Menschen 328. 329.
 Chermes, Fehlen der Männchen 358.
 Cherubini 607.
 Chromosomen, Selbständigkeit der mütterlichen und väterlichen 711.
 Chrysomela varians, ovo-vivipare Fortpflanzung 56.
 Cierkowsky, Conjugation entsteht durch beschleunigte Assimilation 348.
 Cikaden, Dauer des Lebens 49.

- Cikaden, Gesang derselben 591.
 Cimarosa 605.
 Cionea intestinalis, Dauer des Lebens 63.
 Circumcision, nicht erblich 526.
 Cirripeden, Complementär-Männchen 65.
 Clausilia, Dauer des Lebens 62.
 Clementi 614.
 Coecilien, Fehlen des Gehörorgans 556.
 Cölenteraten, Richtungskörperchen 264.
 Coleoptera, Dauer des Lebens 53.
 Conjugation, Verschiedene Ansichten über die Bedeutung derselben 767. 768.
 — (Bütschli, Hertwig, Fol, E. van Beneden, Balbiani, Gruber, Engelmann, Maupas) 677. 783. 784. 791.
 — Unterschied derselben von der Befruchtung 775.
 — Verhältniss zur geschlechtlichen Fortpflanzung 784.
 — Vermischung der Vererbungstendenzen zweier Individuen 784. 786.
 — Als Verjüngungsprocess 134.
 — Geschlechtliche Fortpflanzung der Einzelligen 301. 342.
 — Ursprüngliche Bedeutung derselben 307. 345. 348. 349.
 — Thatsachen derselben 677. 767.
 — Unabhängigkeit von der Fortpflanzung 808.
 Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung 191. 195. 200.
 — des Protoplasmas der Keimzellen 120. 247. 323. 655.
 Cook, Gesang der Neuseeländer 595.
 Copepoden, Ungleiche Lebensdauer der beiden Geschlechter 65.
 Correlation, Schwinden des einen Organs begünstigt andere Organe 79.
 Correlationserscheinungen 483. 484.
 Coryne, Entstehung der Geschlechtsknospe 247.
 Cramer 607.
 Crustaceen, Parthenogenese derselben 277.
 — Richtungskörperchen 264.
 — Zahl der Idanten 716.
 Cyclas, Dauer des Lebens 63.
 Cypris reptans, Ununterbrochene Parthenogenese 358. 796. 821.
 — Variabilität derselben 748. 749. 750. 751. 752.
 — Gänzlichliches Ausfallen der Amphimixis 824.
 Cyprois monacha, Auftreten der Parthenogenese 820.
 Czerny 607.
 Daphnoiden, Furchungsprocess 81.
 — Verkümmern zweier Kieferpaare 101.
 — Bildung von Ehippien, Schutzhüllen der Dauereier 141.
 — Sexualzellen 209. 210. 240.
 Dauer des Lebens 1. 6. 7.
 — des Larvenlebens 17.
 — des Lebens abhängig von den äusseren Bedingungen 10. 173.
 David, Felicien 610.
 Darwin, Ueber die Stabilität in der Zahl der gleichzeitig lebenden Individuen 15.
 — Verkümmern gewisser Organe und deren Nützlichkeit 96. 103.
 — Vererbung einer Missbildung des Darmens 533.
 — Definition der Naturzüchtung 565.
 — Sexuelle Selection 590.
 — Hypothese von dem Ursprung menschlicher Musik 597. 616.
 — Ideale und reale Pangenesis 649. 650. 651.
 — Pangenesis 86. 198. 229. 232. 485. 649. 650. 708.
 Degeneration, senile 660.
 Delphin, Verkümmern des Geruchsorgans 557.
 Demokrit, Vererbungstheorie derselben 199.
 Detmer, Umkehrversuch am Spross von Thuja occidentalis 472. 473. 474.
 — Verschiedenheiten im Bau der Blätter bei Pflanzen, je nachdem sie im Schatten oder in der Sonne wachsen 77.
 — Correlationserscheinungen 483.
 Diatomeen, Theilungsprocess 71.
 Dichtsaat bedingt dürftige Ernährung 493. 494.

- Dicyemidae 166.
Diptera, Dauer des Lebens 49.
— Polzellen 237.
Dispersion der Lichtstrahlen, Erklärung derselben 650.
Disposition in bestimmter Weise zu variiren 205.
Döderlein, Stummelschwanz, eine angeborene Bildungs-Anomalie 517. 518.
Doppel-Idanten bei *Pyrrhocoris* 727. 728.
Dryophanta, Dauer des Lebens 57.
Düsing, C., Entstehung des Geschlechts 290.
- Echinodermen**, Bildung der Keimzellen 243.
— Richtungskörperchen 264.
Echinus, Zahl der Idanten 730.
Ectocarpus, Männliche Parthenogenese 301. 664.
Eiablage bei Vögeln 14.
— bei Insekten 20.
Eibildung bei *Ascaris megalocephala* 698.
Ei, parthenogenetisches und befruchtungsbedürftiges 401. 403. 700. 735.
— Vorthelle, die für dasselbe aus dem späten Eintritt der Reduktionstheilung erwachsen 402. 447. 448. 449.
— Reifung desselben 677. 691.
— parthenogenetisches, Reifungsvorgänge in demselben 677. 735.
— parthenogenetisches, Erstehung aus dem befruchtungsbedürftigen 677. 759.
— Anpassungen 115.
— unbefruchtetes, Furchung desselben 275.
— parthenogenetisches, Veränderung in der Zusammensetzung des Keimplasmas möglich 742. 748. 754.
— -follikelepithel, Bildung desselben 269.
— -mutterzellen 698.
— -zelle, Richtungstheilungen desselben 698.
— — zweierlei Idioplasma enthaltend 196. 258. 261.
- Ei, nicht befruchtetes, Absterben desselben 805.
— reifung, Gleiche Vorgänge bei parthenogenetischer und sexueller Entwicklung 196. 274.
Eiche, Dauer des Lebens 5.
Eichhörnchen, Dauer des Lebens 16.
Eidergans, Dauer des Lebens 13.
Eigenschaft, erworbene, Definition 203.
— erworbene, Nichtvererbbarkeit derselben 324. 383. 467. 511. 563. 637.
— körperliche, durch Nichtgebrauch rückgebildet 549—576.
— geistige, durch Nichtgebrauch rückgebildet 576.
Einsiedlerkrebse, Verbergen des Hinterleibs in leeren Schnecken-schalen 571.
Eintagsfliege, Dauer des Larvenlebens 18.
— Dauer des Imago-lebens 19.
— Aufenthaltsort der Larve 20.
— Verkürzung des Lebens 23. 186.
— Unmittelbarer Tod nach der Eiablage 26. 140.
— Verkümmerte Mundtheile 582. 583.
Einzellige Organismen, Vermehrung durch Theilung 79.
— Natürlicher Tod unmöglich 139. 641. 647. 677.
— Ursprung der Variabilität 307.
— Wiederholung der Phylogenese in der Ontogenese principiell unmöglich 180.
— Encystirung derselben als Tod angesehen 129. 189.
— Amphimixis bei denselben 677. 788. 798.
— individuelle Variabilität 785. 786. 789.
— Urquell der individuellen Ungleichheit 189.
— physiologischer Tod ders. 799.
— Verlust der Entwicklungsfähigkeit und langsame Degeneration 799. 800. 801.
- Elefant, Dauer des Lebens 6. 16.
— Tragzeit 7.
Elodes deulipes, Dauer des Lebens 55.
— grandis, Dauer des Lebens 55.
Elster, Dauer des Lebens 43.

- Embolie, Gastrulabildung bei den Orthonectiden 153.
- Embryo, menschlicher, sechster Finger desselben 350.
- Embryonale Zellen, Begriff derselben im fertigen Organismus 195.
- Empfänglichkeit für Musik, gesteigert im Laufe der intellectuellen Entwicklung 634.
- Engelmann, Auffassung der Konjugation als Verjüngungsprocess 792.
- Entwicklung, ontogenetische der Monoplastiden 177.
- cyklische 240.
 - parthenogenetische, phyletische Erwerbung der Fähigkeit derselben 288.
 - phyletische des Pflanzenreichs, Regelmässigkeit und Gesetzmässigkeit derselben 314.
 - geistige der Menschheit 613.
- Entwicklungsbahnen, bestimmte, sind auch ohne ein selbstveränderliches Idioplasma möglich 307.
- Entwicklungskraft, phyletische 84.
- innere 319.
- Ephemeridae, Dauer des Lebens 47.
- Epheu, Umkehrversuch an den Klettersprossen 474. 475.
- Klettersprossen negativ heliotropisch 481.
- Ephippien, Schutzhüllen der Dauereier der Daphnoiden 141.
- Erblichkeit, der Kurzsichtigkeit 101.
- Erhaltende Kraft, eine Seite der Naturzüchtung 97.
- Eristalis tenax, Dauer des Lebens 50.
- Esel, Dauer des Lebens 5.
- Euglypha, Zweitheilung d. Körpers.
- Mischungsrotation des gesamten Zellinhalts 32. 71.
- Eupithecia, Dauer des Lebens 52.
- Euprepria, flava, Raupe, Beispiel für Scheintod 131.
- Entonisciden, Ungleiche Lebensdauer der beiden Geschlechter 65.
- Rückbildungsprocess in Folge Parasitismus 559.
- Falken, Dauer des Lebens 14. 44.
- Farlow, Parthenogenese bei Pflanzen 683.
- Fasanen, Fluchtungstrieb derselben 578.
- Fichte, Abänderung des Seitensprosses zum Gipfeltrieb 483.
- Fisch, blinder der Kentuckyhöhle 555.
- Fitzner, Kernstäbchen im Micronucleus der Infusorien 776.
- Flemming, Vorgänge der Kerntheilung 225. 281. 688.
- Längsspaltung der Kernschleifen 430. 432.
 - Samenbildung von Salamandra 722.
 - Flohkrebse, blinde 555.
- Flourens, Ueber d. Dauer d. Lebens 7.
- Fluchttinstinkt, Verlust desselben bei domesticirten Thieren 577. 578.
- Flusskrebse, Dauer des Lebens 7.
- Fol, Polkörperchen der Spindel 262.
- Bildung des Eifollikelepithels 268.
 - Abschnürung der Richtungkörperchen 404.
 - Bildung der beiden Richtungkörper schon im Ovarium bei Echinus 419.
 - Superfötation 289. 461.
 - Vereinigung der Kerne von Samenzelle und Ei 677.
 - Centrenquadrille 763. 764.
 - Befruchtungsprocess, mit einer Kerncopulation einhergehend 209.
- Forel, Raub der Puppen von Formica durch Polyergus 580.
- Tiefe, bis zu welcher das Licht in Wasser eindringt 555.
- Formica sanguinea, Dauer des Lebens 58.
- fusca, Dauer des Lebens 58.
 - rufescens, Raub der Puppen derselben durch Polyergus 580.
- Fortpflanzung, Nothwendigkeit derselben 28. 181.
- Wachsthum über das Maass des Individuums hinaus 120.
 - lethale Wirkung derselben 140. 151. 154. 187.
 - Verlängerung derselben gleich einer Verlängerung des Lebens 185.
 - agame 796. 797.
 - amphigone Häckels 331. 680.
 - monogone 332.
 - geschlechtliche 181.

- Fortpflanzung, geschlechtliche, Zweck derselben 714.
- sexuelle, Entstehung derselben 669.
 - — Bedeutung derselben für die Selectionstheorie 303. 668. 693. 746.
 - — Die Quelle der individuellen Variation 307. 330. 331.
 - — Combinatorische Wirkungen derselben 307. 340.
 - — Auffassung derselben als Verjüngungsprocess 307. 343.
 - — Erhaltung derselben durch Vererbung 307. 351.
 - — Unbegrenzte Dauer derselben 344.
 - geschlechtliche und parthenogenetische; indirekte Ursache derselben 196.
 - geschlechtliche und parthenogenetische, direkte Ursache derselben 196.
 - parthenogenetische, Vererbung bei derselben 677. 735.
 - Periode, Normierung d. Lebenskräfte auf die Dauer und die Leistungen derselben 187.
 - Farbenwechsel desselben, ein Reflexmechanismus 475.
- Fuchs, Dauer des Lebens 16.
- Funktion des Hautpanzers der Arthropoden 571.
- Furchung unbefruchteter Eier 275.
- Furchungsprocess 174.
- Fux, Joseph, 605.
- G**allwespen, Dauer des Lebens 56.
- Anzahl der Eier 56. 57.
 - Eiablage 106.
 - Abwechselnde parthenogenetische und zweigeschlechtliche Generationen 822.
- Galton, Transfusionsversuche an Kaninchen 199.
- Gastropacha, Eiablage 186.
- Geddes, Schleifensubstanz der Kerne kein Idioplasma 651.
- Gehör, Fehlen oder Verkümmern desselben 556.
- Gehörorgan, entartetes 627.
- Geier, Dauer des Lebens 13. 44.
- Generationszellen, conservative und progressive Leistung derselben 790.
- Geometridae, Dauer des Lebens 52.
- Geotropismus 479. 480.
- Geruchsorgan, Verkümmern desselben 557.
- Geschlechtscharaktere, secundäre 664.
- Giard, Zellnatur der Richtungskörper 691.
- Goethe 608.
- Götte, Nothwendigkeit des Todes 128.
- Ueber die Natur des Eies 145.
 - Fortpflanzung bedingt den Tod 184.
 - Verjüngungsprocess der einzelligen Wesen 129.
- Goldfasan, Dauer des Lebens 44.
- Goldmaulwurf, Fehlen der Augen 583.
- Goliathus cacticus, Dauer d. Lebens 55.
- Gonoblastiden-Theorie 687.
- Gregarinen, Sporenbildung derselben 175.
- Grillen, Gesang derselben 590. 591.
- Grimm, J., Ueber die Dauer des Lebens 5.
- Grobbsen, Richtungskörperchen bei Balanus 264.
- Gruber, Regenerationsversuche an Infusorien 195. 222. 657. 786. 787. 788.
- Beweis, dass das encystirte Thier dieselbe Struktur u. Differenzirung seiner Körpermasse behalten kann wie vorher 137.
- Gryllotalpa, Dauer des Lebens 46.
- Gryllus campestris, Dauer d. Lebens 46.
- Guaguino Aless, Anabiose 29.
- H**aarkleid, Verschwinden desselben 570.
- Häckel, Fortpflanzung, ein Wachs-
thum über das Maass des Individuums 79.
- Perigenesis der Plastidule 198.
 - amphigone Fortpflanzung 331.
- Haller, 610.
- Hanslik, Eigenthümlichkeit u. Reichthum der musikalischen Formen 632.
- Harmonie, prästabilirte 319.
- Hartlaub, Wanderung der Urkeimzellen bei Obelia 251.

- Harvey, Vererbung durch Befruchtung 681.
Hase, Dauer des Lebens 16.
Hasse 607. 620.
Haushuhn, Dauer des Lebens 44.
Haydn, Joseph 605. 606. 614. 630.
Hecht, Dauer des Lebens 6.
Heitzmann, Zellkörper durch seine Ausläufer zusammenhängend 217.
Heliceen, Dauer des Lebens 62.
Heliotropismus 479. 480. 481.
Helmholtz, Zahl der Hörzellen im Cortischen Organ 620.
Hemiptera, Dauer des Lebens 48.
Henking, Samenbildung von *Pyrrhocoris* 722. 723. 724. 725. 727.
— Ansicht über die Reduktionstheilung 706.
Hensen, Furchung unbefruchteter Eier 275.
— Sexuelle Fortpflanzung im Verjüngungsprocess 307. 343. 792.
— Verminderung der Erbstücke im Ei 443. 444.
— „Belebung des Eies“ 680.
— sexuelle Kraft 682. 684. 685.
Hertwig, O., Abschnürung der Richtungskörperchen 404.
— Zellnatur des Richtungskörperchens 404. 691.
— Bildung der beiden Richtungskörperchen schon im Ovarium bei *Echinus* 419.
— Befruchtungsprocess einer Kerncopulation 209. 215.
— Eitheilung abhängig von der Stellung der ersten Kernspindel 212.
— Auffassung der Kernsubstanz als *Idioplasma* 665.
— Die Minot'sche Ersatztheorie 687.
— Kernstäbchen, Träger der Vererbungstendenzen 688.
— Wesensgleichheit der beiden Geschlechtszellen 689.
— Entwicklung d. Samenzellen 695.
— Reduktionstheilung 706. 707.
— Mischung der im Keimplasma enthaltenen Anlagen 709.
— Entstehung einer mittleren Form von Keimplasma aus der Verschmelzung der beiden elterlichen Keimplasmen 709.
Hertwig, O., Nothwendigkeit der Verdoppelung der Idanten 713.
Hertwig, R., Regenerationsvermögen bei Infusorien 788.
— Auffassung der Conjugation als Verjüngungsprocess 792.
— Copulation der Infusorien 666.
— Vereinigung der Kerne von Samenzelle und Ei 677.
Hesperornis, rudimentäre Vordergliedmaassen 101.
Heterogonie 352. 353.
Heterogynis, Dauer des Lebens 51.
Heteroplastiden, niederste Metazoën 152. 189. 642. 646.
Heuschrecken, Gesang derselben 590. 591. 621.
Hildebrand, Lebensdauer der Pflanzen 38. 39. 72.
Hirsch, Dauer des Lebens 5.
His, Ansicht über Vererbung 198. 497.
— erzüchtete und eingesprengte Abänderungen 498.
Histogenes Kernplasma, Entfernung desselben 401.
Höhlenbewohner, Rückbildungsprocess der Augen 567. 568.
Hoek, Richtungskörperchen bei *Cetochilus septentrionalis* 264.
Hörzellen, Zahl ders. 620. 623. 628.
Hoffmann, morphologische Aenderungen bei Pflanzen durch ungenügende Ernährung 492. 495. 500.
Holzwespe, Dauer des Larvenlebens 18.
Holzwespen, Dauer des Lebens 56.
Homodynamie, physiologische Gleichwertigkeit 657.
Homoplastiden, Zellencolonien 143. 244.
— Tod derselben 143. 147.
Huber, Raub der Puppen von *Formica* durch *Polyergus* 580.
Humboldts Aturen-Papagei 14.
Hummel 607. 614.
Hund, Dauer des Lebens 5.
Hungerschlaf 55.
Hunter, John, Anabiose 29.
Hyalineen, Dauer des Lebens 62.
Hydroiden, Entstehung der Sexualzellen 240.
Hydrotopismus 479.

Hymenoptera, Dauer des Lebens 56.
Hypertrophie, Vererbung derselben 512.

Jäger, Ueber Vererbung 205.

— Zweierlei Zellen im Körper der höheren Organismen 248. 250.

Idanten, Kernstäbchen 711.

— Anordnung und Zusammensetzung derselben aus Iden, bleibt von der elterlichen bis zur kindlichen Keimzelle gleich 712.

— Continuität derselben 713.

— Veränderung derselben 713.

— Nothwendigkeit der Verdopplung derselben 713.

— Bedeutung der Verdopplung derselben 714. 715. 717.

— Zahl und Combinationen derselben 716. 717. 718.

— Schema des Verhaltens derselben in den verschiedenen Stadien der Keimzellenentwicklung 719. 720. 721.

— differente im Idioplasma enthalten, Abnahme der Zahl derselben bei fortgesetzter reiner Parthenogenese 743. 744. 745. 746.

— Neugruppirung derselben bei den Infusorien 780.

— im Micronucleus der Infusorien durch Fitzner, R. Bergh, Maupas und Balbiani entdeckt 776. 777.

Ide 711. 712.

— Umgruppierung derselben zu Idanten 729.

— Neu-Combiniung derselben bei *Ascaris univalens* 730—733.

Identische Schleifen 433.

Idioplasma Nägelis 195. 208. 215. 216. 217. 654.

— somatisches, Rückverwandlung zu Keim Idioplasma findet nicht statt 195. 220. 237. 239.

— Neucombiniung bei Infusorien 782, 783.

— Kranzbildung desselben bei der Reduktionstheilung 729.

Individualitäten der Ahnenplasmen 711.

Infusorien, Unsterblichkeit derselben 30.

Infusorien, Regenerationsvermögen derselben 31.

— Quertheilung 71. 79.

— Mannigfaltigkeit in der individuellen Färbung der Vererbungssubstanz 783.

— Aequations- und Reductionstheilung bei denselben 779.

— Verhalten des Macro- und Micronucleus bei der Theilung 771. 772.

— Einwürfe gegen die Deutungsversuche der Reduktions- und Aequationstheilung 781. 782. 783.

Insektenei, Dauer der Embryo-Bildung 9.

— Dauer des Larvenlebens 17.

— Dauer des Lebens 17. 45.

— Dauer des Imagolebens 19.

— Art der Eiablage 20.

— Eiablage 106.

— Bildung der Keimzellen 243.

— parthenogenetische Fortpflanzung derselben 275.

— Parthenogenese derselben eine erworbene Einrichtung 277.

— blinde 555.

Instinkt, ist nicht „vererbte Gewohnheit“ 93. 469. 510.

— Entstehung und Abänderung desselben 104. 469.

— nur einmal im Leben zur Ausübung gelangend 106. 510.

— der Nahrungssuche, Verkümmern desselben 579.

Intellect des Menschen, Langsame Steigerung desselben 593.

Intelligenz des Menschen 592.

Involutionsveränderungen 24. 25. 26.

Involutionsperiode des Lebens 187. 188.

Jordan, A., Variationen von *Draba verna* 327.

Ischikawa, durch Isolirung hervorgerufene Parthenogenese 765.

— Bei parthenogenetischen Eiern nur ein Richtungskörperchen 414. 687.

Isotropie des Eies 211. 212.

Jungfernzeugung, Entstehung derselben 308. 387.

Julin, Spermatogonien bei *Ascaris* 267.

- Julin, In der Spermatogenese von *Ascaris* direkte und karyokinetische Kerntheilung 452.
- Kampf** der Theile im Organismus 99.
- Kanarienvogel, Dauer des Lebens 43.
- Kaninchen, Zahl der Hörzellen 620. 623.
- Karpfen, Dauer des Lebens 6.
- Karyokinese, zwei verschiedenartige physiologische Wirkungen derselben 401. 436.
- Katze, Dauer des Lebens 6.
- Katze, Zahl der Hörzellen 620.
- Katzen, Schwanzlosigkeit und Sechszehigkeit 514. 515. 516.
- Keim, Definition 176.
- Quantitative Variationen desselben 119.
 - Abänderung desselben, direkte 468.
- Keimmutterzellen, Bedeutung der zweifachen Theilung derselben 734.
- Keimplasma 88. 89. 208. 653. 654.
- Begriff desselben 195. 208. 654.
 - Historische Entwicklung der Ansicht von der Localisation im Kern 195. 208.
 - Zusammensetzung desselben 702.
 - Anlagen in demselben 704.
 - Quantität desselben 196. 278. 279.
 - Ungenügende Menge zum Stillstand der Entwicklung führend 196. 283.
 - Kreislauf desselben 242.
 - Unsterblichkeit desselben 248.
 - im Eikern und Spermakern indifferent 260.
 - Identität in weiblichen und männlichen Keimzellen 196. 299.
 - der heutigen Arten, phyletische Entstehung desselben 401. 429.
 - der Eltern enthalten in den Keimzellen des Kindes 402. 446.
 - Schwerveränderlichkeit desselben 307. 329. 330.
 - Stetige Veränderung während der Ontogenese 692.
- Keimstätten 250.
- Keimzellen 80. 81. 642. 646.
- Entstehung 195. 200. 234. 243. 244.
- Keimzellen, Unsterblichkeit derselben 142. 248. 642. 647. 659.
- männliche, Verhältnisse bei denselben 402. 445.
 - eines Individuums enthalten ungleiche Combination von Vererbungstendenzen 402. 458. 459.
 - Bedeutung der Reifungsvorgänge derselben 677. 691.
 - 2 Varietäten der Zahl der Kernstäbchen in denselben 696.
 - -bildung, Zweimalige Halbierung der Kernsubstanz 677. 702.
 - -reifung, Verschiedene Typen derselben 677. 722.
- Kern, Verhältniss zur Zelle 196. 283. 284.
- mixotischer = Keimkern 772.
 - Organ für Erhaltung, stete Erneuerung und Umformung der individuellen erblichen Variabilität 790.
 - -plasma, ovogenes 258. 261. 262.
 - -stäbchen, bestehend aus einer Reihe von Ahnenplasmen 711.
 - -struktur, allmähliche Abnahme der Complicirtheit während der Ontogenese 195. 228. 230.
 - -substanz, Träger der Vererbungserscheinungen 208. 214. 657.
 - — nicht geschlechtlich differenziert 424.
 - — zweimalige Halbierung derselben bei der Keimzellenbildung 677. 702.
 - -teil, histogener, Entfernung desselben, eine Hypothese 401. 407.
 - -theilung, gewöhnliche, verschieden von der Reduktionstheilung 743.
 - — Bedeutung der direkten (amitotische) 402. 438.
 - — verschiedene Arten derselben bei der Spermatogenese 451.
- Kinder, identische 715. 716. 717.
- Kirchner, Differenzirung der Keimzellen bei *Volvox* 246.
- Kiwi, Flügellosigkeit desselben 549. 550. 551. 552. 583.
- Klein, Untersuchungen an *Volvocineen* 646. 647.
- Kölliker, von, Zellen von embryonalem Charakter 237.

- Kölliker, von, keine gesetzmässige Veränderung des Idioplasmas in der Ontogenese 667.
 — Kernstäbchen, Träger der Vererbungstendenzen 688.
 Körper, Verbergen desselben in Gehäusen 571.
 Körpergrösse 6.
 — Maximum derselben 36.
 Körperliche Verschiedenheit der Arten 6.
 Kraft, sexuelle 684.
 Krähe, Dauer des Lebens 5.
 Krebse, Schmarotzer 558.
 Kröte, Dauer des Lebens 6.
 Kuckuck, Dauer des Lebens 13. 44.
 Kupffer, Richtungskörperchen bei *Petromyzon* 264. 803.
 Kurzsichtigkeit, Erbllichkeit derselben 101. 102.
 Kussmaul, Schilderung von Altersveränderungen 24.
Lamarck, Wirkungen des Gebrauchs oder Nichtgebrauchs 94.
 — Allmähliche Umwandlung der Arten 507.
 Lameere, Richtungskörperbildung eine phyletische Reminiscenz 725.
 Lämmergeier, Dauer des Lebens 13. 44.
 Landschnecken, Regenerationsfähigkeit 71.
Lasius flavus, Dauer des Lebens 58.
 Laubwechsel, periodischer 489. 490.
 Lavalette, von, St. George, Nebenkern der Samenzelle 268.
 Leben und Tod 123.
 Leben, beruhend auf Stoffwechsel 643.
 Lebensbedingungen, Periodische Ungunst derselben 819.
 Lebensdauer, ungleiche, der beiden Geschlechter 64.
 — Abhängigkeit derselben bei Pflanzen und Thieren von den äusseren Existenzbedingungen 39.
 — des Menschen 5. 7.
 — der Pflanzen 38. 39.
 — der Vögel 43.
 Lebenskraft, Alte Vorstellung derselben 686.
 Lebensprocess der vielzelligen Thiere verbunden mit Zellenwechsel 25.
 Lepidoptera, Dauer des Lebens 50.
Lepisma saccharina, Dauer des Lebens 47. 48.
 Leuckart, R., Ueber das Verhältniss der ernährenden Flächen zur Grösse 7.
 — Furchung unbefruchteter Eier 275.
 — Eientwicklung der Bienen 285.
 — Parthenogenetische Fortpflanzung der Psychiden und Solenobien 357.
 — Verwerfung der Lehre vom Versehen 542.
 — Entdeckung der Parthenogenese 682.
 — Stockbildung 816.
 Leydig, Zellkörper durch feine Ausläufer zusammenhängend 217.
 Libellen, Dauer des Larvenlebens 18.
 — Dauer des Imagolebens 20. 47.
Limnadia Hermannii, Fortpflanzung 181.
 — Fehlen der Männchen 755.
Linnaeus, Dauer des Lebens 62.
 Lindenschwärmer, Eiablage 186.
Liparis, Parthenogenese bei denselben 684.
 Liszt 614. 615.
Locusta, Dauer des Lebens 46. 47.
 Löwe, Dauer des Lebens 16.
 Löwenhoek, Vertreter der Spermatisten 681.
 Lotti, Antonio 607.
 Lotze, Ueber die Beweglichkeit in Verbindung mit langem Leben 8.
 Lubbock, John, Lebensdauer der Ameisen 22.
Lucanus cervus, Dauer des Lebens 54.
 Luther, Martin 605.
Lyncasua violacea, Dauer des Lebens 52.
Lynceinae, Grösse der Samenzellen 210.
Macronucleus, von Bütschli, Gruber und Hertwig als Stoffwechselkern aufgefasst 773.
Macroglossa stellatarum, Dauer des Lebens 52.

- Magosphaera, Auflösung in Keimzellen 140.
- Zwischenform zwischen Poly- und Monoplastiden 143.
 - planula, Entwicklung 144.
 - planula, als gleichartige Zellenkolonie 83. 143.
- Maikäfer, Dauer des Lebens 19. 53.
- Malpighi, Vertreter der Ovisten 681.
- Maulwurf, Verkümmerte Augen 556.
- Maupas, Bedeutung des Macro- und Micronucleus 773.
- Natürlicher Tod der Einzelligen 800.
 - Bedeutung der Conjugation 768. 769. 784. 814.
 - Infusorien müssen zu Zeiten eine Copulation eingehen 658. 662. 666.
 - Senile Degeneration 660.
 - Conjugation als Kerncopulation 791.
 - Unabhängigkeit der Conjugation von der Fortpflanzung 808.
 - Physiologischer Tod der Einzelligen 799.
 - Kernstäbchen im Micronucleus der Infusorien 776.
 - Die Conjugation ein Verjüngungsprocess 792. 793. 794.
 - Unregelmässigkeiten in Folge veränderter Conjugation 801.
- Maus, Dauer des Lebens 6. 16.
- Mäuse, Versuche, als Beleg für die Nichtvererbbarkeit von Verstümmelungen 522. 523. 524.
- Mecznikow, Polzellen der Dipteren 238.
- Meervogel, Dauer des Lebens 44. 45.
- Melolontha vulgaris, Dauer des Lebens 53.
- Mendelssohn 610.
- Mensch, Dauer des Lebens 5.
- erbliche individuelle Charaktere 328.
 - Intelligenz desselben 592.
 - Zahl der Hörzellen 620.
- Mesozoön, Natürlicher Tod zum ersten Mal in der Thierreihe 149.
- Metaphyten, Absprechung der ewigen Dauer der Fortpflanzungsfähigkeit 41.
- Metazoön, niedere, somatische Zellen mit hohem Grade von Fortpflanzungsvermögen 32.
- Absprechung der ewigen Dauer der Fortpflanzungsfähigkeit 41. 183.
- Meyerbeer 610.
- Micelle Nägeli's 229.
- Micronuclei, als Vermittler der Continuität des Keimplasmas bei der Conjugation 774.
- Micronucleus, „Fortpflanzungskern“ 773.
- Unsterblichkeit der Kernsubstanz desselben 774.
 - Vergrösserung desselben mit einer Verdopplung der Idanten verbunden 778.
- Mikrophthalmie 533.
- Mimosa pudica, Oeffnen u. Schliessen der Blätter 487.
- Minot, Cyklische Entwicklung 240.
- Bedeutung der Richtungskörperchen 405. 423.
 - Deutung der Parthenogenese 273.
 - Gonoblastidentheorie 687.
- Minot'sche Theorie über die Bedeutung des zweiten Richtungskörpers und Widerlegung derselben 401. 424. 425.
- Missbildung, spontane 519.
- Moa, ausgestorbener Vogel Neuseelands 552.
- Moina, Entstehung der Sexualzellen 240.
- paradoxa und rectirostris, Verschiedenes Verhalten der unbefruchteten Eier 805. 819.
- Mollusken, einheimische, Dauer des Lebens 61.
- Richtungskörperchen 264.
 - Zahl der Idanten 730.
- Monoplastiden, sekundärer Ursprung der Keime 175.
- Zweitheilung, ursprüngliche Art der Fortpflanzung 176.
 - schmarotzende, Art der Keimbildung und Entwicklung 177.
 - ontogenetische Entwicklung unterschieden von der der Polyplastiden 177.
 - Biogenetisches Grundgesetz findet keine Anwendung auf dieselben 178.

- Monoplastiden, Encystirungsprocess
kein Analogon des Todes 133.
139.
- Mooskorallen, Dauer des Lebens 63.
- Möven, Sammeln der Eier 45.
- Moscheles 610. 614.
- Mozart 596. 601. 607. 608. 614. 627.
630.
- Müller, H., Formen und Farben der
Blumen 315.
- J., Ansicht über die Dauer des
Lebens 5. 39.
- J., Erklärung des normalen
Todes 37.
- Musca domestica, Dauer des Lebens
50.
- Muscheln, Dauer des Lebens 61.
- Musik, Entwicklung derselben durch
Tradition 611. 614. 635.
- Gedanken über dieselbe bei
Thieren und beim Menschen 587.
- Anfänge derselben bei den
Naturvölkern 595.
- Empfänglichkeit dafür, gesteigert
im Laufe der intellectuellen
Entwicklung 634.
- -anlage, bestehend aus Gehör-
organ und Gehörsphäre 618.
- -sinn des Menschen, beruhend
auf sexueller Selection 595. 617.
- Ein Nebenprodukt des Gehör-
organs 617.
- Vorbedingung desselben 630.
- Aeussere Anregung zur Ent-
faltung nothwendig 610.
- Nachtigall, Dauer des Lebens 13. 43.
- Nachtpfauenauge, Coconbildung 107.
- Nachtschmetterlinge, Flügelstummel
mancher Weibchen 583.
- Nachwirkung des belebenden Ein-
flusses der Befruchtung 795.
- Nachwirkungserscheinungen bei
Pflanzen 486. 488. 489. 490.
- Nägeli's Idioplasma 195. 208. 215.
216. 231. 688. 772.
- Menge der Vererbungssubstanz
210.
- Micelle 229.
- Auffassung der Ontogenese 231.
- Innere Ursache der Transfor-
mationen 307. 311. 313. 319.
- Erklärung der Anpassungen 308.
365.
- Nägeli's Zweifel an der Tragweite
des Selectionsprincipes 311.
- Versuche an Alpenpflanzen 327.
- Nährzellen, Erklärung der Bildung
derselben 196. 296.
- Nahrungssuche, Verkümmern des
Instinktes derselben 579.
- Najaden, Dauer des Lebens 63.
- Natica heros, Dauer des Lebens 63.
- Naturzüchtung, Definition 565.
- Naumann, Johann Gottlieb 605.
- Nebenkern der Samenzelle 268.
- Neger, Jubiläumssänger 604.
- Nematoden, Zahl der Idanten 730.
- Neuroptera, Dauer des Lebens 48.
- Neuroterus, Dauer des Lebens 56. 57.
- Neuseeländer, Gesang derselben 595.
- Niedere Seethiere, Dauer des Lebens
61.
- Nisus formativus 84.
- Nucleoplasma, Gesetzmässige Ver-
änderung während der Onto-
genese 195. 223. 224.
- Nussbaum, Regenerationsversuche
an Infusorien 195. 222. 657.
- Ueber Vererbung 205.
- Der Befruchtungsakt 211.
- Befruchtung von Ascaris megalo-
cephala 212.
- Entstehung der Geschlechtszellen
235.
- Bildung der Spermatozoen hö-
herer Thiere 242.
- Zweierlei Zellen im Körper der
höheren Organismen 249. 250.
- Künstliche Theilbarkeit der In-
fusorien 786. 787.
- Oellacher, Furchung unbefruchteter
Eier 275.
- Olm, Fehlen der Augen 555. 583.
- Ontogenese, coenogenetische 178.
- Orgyia, Dauer des Lebens 51.
- Orthonectiden, Gastrulabildung durch
Embolie 153.
- Entleerung der Geschlechtspro-
dukte 149. 150. 151.
- Tod derselben, eine Folge der
Fortpflanzung 140. 147. 149.
- als Paradigma der niedersten
Metazoen (Heteroplastiden) 152.
- Orthoptera, Dauer des Lebens 46.
- Ostracoden, Fehlen der Männchen
357. 685.

Palestrina 605.

Palingenia, Ausführung der Fortpflanzung als Subimago 23. 47.

Pallisadenparenchym der Blätter 473.

Paludina, Dauer des Lebens 63.

Pandorina, Fortpflanzung 244. 646.

Pangenesis 86. 229. 232. 485. 649. 650. 708.

— ideale und reale 649. 650. 651.

Panmixie, Nachlassen der conservirenden Wirkung der Selection 102. 103. 355. 519. 574. 645.

Papageien, Dauer des Lebens 43.

— Pfeifen von Melodien 624. 631.

— **Papilio Ajax**, Dauer des Lebens 51.

Pappelschwärmer, Eiablage 186.

Paramaecium caudatum, Conjugation 769. 770.

Parasitismus 558. 559.

Parthenogenese 181.

— Wesen derselben 196. 273.

— Vortheil derselben 819.

— Vererbung bei derselben 677. 735. 746.

— meist nur bei Arten mit grosser Fruchtbarkeit 824.

— Auffallende Beschränkung auf wenige Gruppen des Thierreichs 818.

— bei niederen Thieren unnöthig 818.

— nicht auf besserer Ernährung beruhend 196. 290. 291.

— exceptionelle 762.

— durch Isolirung hervorgerufen 765.

— beruht auf Nichtaussstossung von Richtungskörpern 274.

— der Insekten und Crustaceen, eine erworbene Einrichtung 277.

— fakultative 440.

— männliche, bei Algen 301. 664.

— bedingt Unvermögen zu weiterer Transformation 308. 354. 668. 747.

— schliesst Panmixie aus 308. 355.

— verhindert das Rudimentärwerden nicht gebrauchter Organe 308. 356. 357.

— bei Pflanzen 758.

Parthenogenetische Eier, Unterschied von Sexualeiern 196. 275.

Parthenogenetische Eier, Richtungskörperchen derselben 401. 412. 666. 700. 735.

Pasimachus, Dauer des Lebens 55.

Pauer 615.

Pemphigus terebinthi, Dauer des Lebens 48.

Petromyzon, Richtungskörperchen 264.

Pfeffer, Spermatozoën durch chemische Reize von der Eizelle angezogen 300.

Pferd, Dauer des Lebens 6. 7. 16.

Pfitzner, Kerntheilung 225.

Pflanzen, Anpassungen derselben 308. 373.

— Accomodation bei denselben 502.

— Aussstossung von Richtungskörperchen 269.

— Bauchkanalzelle erinnert an die Richtungskörperchen bei den Thieren 269.

— Parthenogenese bei denselben 758. 825.

— Asexuelle Fortpflanzung 759.

— Generationswechsel bei denselben von dem bei Thieren verschieden 825.

— Nachwirkungserscheinungen 486. 488. 489. 490.

— Wachsthum derselben in Licht und Dunkelheit 487.

— Morphologische Aenderungen durch ungenügende Ernährung 492. 495. 500.

— Nichtvererbung passanter Eigenschaften 492.

— Reduktionstheilung bei denselben 455. 456.

Pflanzenwespen, Verfahren der Bienen und Ameisen 23.

Pflüger, Zweifel an der Parthenogenese 683.

— Menge der Vererbungssubstanz 210.

— Isotropie des Eies 211.

Phryganidae, Dauer des Lebens 48.

— -larven, Verbergen des Körpers in Gehäusen 571.

Phyllirhoe, Zahl der Idanten 716.

Phylloxera vastatrix, Dauer des Lebens 48.

— Ungleiche Lebensdauer der beiden Geschlechter 65.

- Pieris napi*, Dauer des Lebens 51.
Pinguin, Fehlen der Flügelorgane 552.
Pisidium, Dauer des Lebens 63.
Planorbis, Dauer des Lebens 62.
Platner, Zweimalige Halbierung der Idanten 722.
 — Homologie zwischen Samen- und Eibildung 722.
 — Ansicht über die Reduktionstheilung 706.
 — 2 Richtungskörper bei unbefruchteten wie befruchteten Eiern von *Liparis dispar* 761.
 — Karyokinese bei den Lepidopteren 452.
Polistes gallica, Arbeiterinnen 60.
 — Dauer des Lebens 60.
Polyergus rufescens, Verkümmern des Ernährungstriebes 580.
 — Raub der Puppen von *Formica rufa* 580.
 — Sklavenhalterei 580. 581.
 — derselben 596.
Polypen, Hohes Regenerationsvermögen 32.
 — Bildung der Keimzellen 243.
Polypheus, Grösse der parthenogenetischen Eier 290.
Polyplastiden, Tod derselben 139.
Polzellen der Dipteren 237.
Poulton, Untersuchungen über die Farben von Raupen 475. 476.
Preyer, Anabiose 46.
Primäre Abänderungen 498.
Propagatorische Zellen 32. 33. 34. 128. 189. 671.
Proteus, Degeneration des Auges 98.
 — Fehlen der Augen 555. 583.
Protomyxa aurantiaca, Zerfall in Keime 177.
Protozoen, Entwicklung 176.
 — Nichtvererbbarkeit erworbener Abänderungen 788.
Psorospermien, angesehen als coenogenetische Formen 177. 178.
Psyche calcella, Dauer des Lebens 52.
 — *graminella*, Dauer des Lebens 52.
 — Parthenogenese bei denselben 684.
 — -Raupen, Verbergen des Körpers in Gehäusen 571.
 — Tod der Weibchen 70. 154.
 — Dauer des Imagolebens 19. 51.
Psyche calcella, Eiablage 21. 187.
Pulex irritans, Dauer des Lebens 49.
Pupa, Dauer des Lebens 62.
Pyrrhocoris, Samenbildung derselben 722. 723. 724. 725. 727.
 — Bildung und Ursprung der Doppel-Idanten 727. 728.
Quanz, Joachim 605.
Raben, Dauer des Lebens 43.
Räderthiere, Fehlen des Darmkanals bei den Männchen 582.
 — Ungleiche Lebensdauer der beiden Geschlechter 65.
Rankenfüsser, Complementäre Männchen 65.
Raupen, Dauer des Larvenlebens 18.
 — Farbenwechsel 475. 476.
Reduktion durch eine besondere Art der Kerntheilung entstehend 430.
 — der Vererbungssubstanz 693.
 — -stheilung 401. 425. 430. 434. 693. 694. 696. 706. 725. 726. 778.
 — -stheilung am Ende der Onkogenese 402. 440. 441.
 — -stheilungen bei Eiern entsprechen denen der Samenzellen 698. 699.
 — -stheilung, Nothwendigkeit derselben 704. 706.
 — -stheilung, Unterschied von der gewöhnlichen Kerntheilung 743.
 — -stheilung bei den Pflanzen 402. 455. 456.
Reflexmechanismus 105.
Regenerationsfähigkeit 71.
 — -versuche als Bestätigung der Bedeutung der Kernsubstanz 195. 222.
Regenwurm, Fehlen der Augen 556.
Reinecke, Karl 607.
Reifung des Eies 677. 691.
 — der Samenzellen 677. 695.
 — -svorgänge im parthenogenetischen Ei 677. 735.
 — -svorgänge der Keimzellen, Bedeutung derselben 677. 691.
Reizbarkeit der Pflanzen 482.
Retzius, Untersuchungen des Säugethier-Gehörorgans 620.
Rhabditis 156. 170.
Rhodites rosae, Eiablage 106.
 — Fehlen der *Amphimixis* 824.

- Richter, Stummelschwanz, eine angeborene Bildungs-Anomalie 517.
 — Hemmungsbildungen 533.
- Richtungskörperchen, Zahl und Bedeutung derselben für die Vererbung 397.
 — -Bildung, Vorgang derselben weit verbreitet 401. 403.
 — bei parthenogenetischen Eiern 401. 403. 700.
 — bei befruchtungsbedürftigen Eiern 401. 403.
 — zweites, Bedeutung desselben 401. 422. 425. 667.
 — Bedeutung derselben 196. 257. 401. 410. 411. 666. 693. 736.
 — Ausstossung derselben 196. 227. 257. 259. 263. 265. 280. 679.
 — Vorkommen derselben 196. 263.
 — bei Pflanzen 196. 269.
 — Morphologische Wurzel derselben 196. 270.
 — Zahlengesetz derselben 693.
 — primäre und sekundäre 415.
- Richtungsspindel, erste, Theilung derselben eine Aequationstheilung 433.
 — zweite, Theilung derselben eine Reduktion der Ahnen-Keimplasmen 401. 425.
- Richtungszellen, erste der beiden primären, Bedeutung der Theilung derselben 699. 701. 702.
- Rindenläuse, Parthenogenese bei denselben 821.
- Rolph, Conjugation eine Art der Ernährung 348.
 — Parthenogenese auf besserer Ernährung beruhend 761.
- Romanes, Erscheinungen der Correlation 470.
- Rossini 607.
- Roth, E., Ansicht über Vererbung 202. 203.
- Roule, Bildung des Eifollikelepithels 268.
- Rousseau, Jean Jacques, Ursprung der Musik 616.
- Roux, karyokinetische Kerntheilung 430. 431.
 — Gegensatz der Kräfte bei der Kerntheilung 280.
 — Die beiden ersten Furchungszellen des Froscheies 433.
- Roux, Normale Entwicklung des Eies auch bei Aufhebung der Wirkung der Schwere 212.
 — Kampf der Theile im Organismus 99. 115.
- Rubinstein 610.
- Rudimentärwerden funktionsloser Organe 354. 356. 469. 510.
- Rückbildungsprocesse in Folge von Nichtgebrauch 558.
- Rückschritt in der Natur 547.
- Saatgans, Dauer des Lebens 44.
- Sachs, J., Hohes Regenerationsvermögen der Laubmoose 256.
 — Aderverlauf der Blätter 315.
- Sackträger, Eiablage 21.
 — Dauer des Imagolebens 19.
- Säugethiere, Dauer des Lebens 45.
 — Verschwinden des Haarkleides 571.
- Sagitta, Furchungsprocess 81.
 — Zahl der Idanten 730.
 — Entstehung der Sexualzellen 240.
- Salamander, Regenerationsvermögen 33.
- Samenbildung von *Ascaris megalocephala* 696. 697.
- Samenfaden, Gestalt desselben 265.
- Samen-Mutterzellen 267. 268. 696.
- Samenzelle, Grösse derselben 210.
 — Reifung derselben 677. 695.
 — Zweierlei Kernplasmen enthaltend 196. 264.
 — Nebenkern derselben vielleicht ein Analogon der Richtungskörperchen 268.
- Saperda *Carcharias*, Dauer des Lebens 54.
- Sarasin, Tiefe, bis zu welcher das Licht in Wasser eindringt 555.
- Sarcophaga *caritaria*, Dauer des Lebens 50.
- Saturnia *pyri*, Dauer des Lebens 52.
 — Lebensweise 51.
 — Eiablage 186.
- Scarlatti 607.
- Schaf, Dauer des Lebens 16.
 — Stutzen des Schwanzes 527.
- Scheibe, Ursprung der Musik 616.
- Scheintod 131.
 — der Insekten 55.
- Schlupfwespen, Dauer des Lebens 56.
 — Dauer des Larvenlebens 17.

- Schmarotzer, Rückbildungsprocesse in Folge von Nichtgebrauch 558.
 Schmarotzerasseln 559.
 Schmeissfliege, Dauer des Larvenlebens 17.
 Schmetterlinge, Dauer des Lebens 51.
 — unmittelbarer Tod nach der Eiablage 26.
 — klimatische Varietäten derselben 114.
 Schmidt, E., Vererbung künstlich erzeugter Verbildung des menschlichen Ohrs 535. 536.
 Schnecken, Dauer des Lebens 61. 64.
 — Regenerationsvermögen 33.
 — blinde 555.
 Schneegans, Dauer des Lebens 5.
 Schneider, Instinkt der Wahrnehmung 104. 105. 107.
 Schneidezähne. Ausschlagen derselben nicht erblich 526.
 Schnelllebigkeit 8.
 Schultze, O., Polkörperchen am Froschei 420.
 Schwärmer, Art der Eiablage 20.
 — Dauer des Imagolebens 20.
 Schwammparenchym 473.
 Schwan, Dauer des Lebens 44.
 Schwanzlosigkeit bei Katzen 514. 515. 516. 521.
 Schwein, Dauer des Lebens 7.
 Scytosiphon, Männliche Parthenogenese 301. 664.
 Sedgwick-Minot, Deutung der Richtungskörper - Ausstossung 680. 687.
 Seeanemone, Dauer des Lebens 6. 61.
 Seeschwalben, Sammeln der Eier 45.
 Sekundäre Abänderungen 498.
 Selection, sexuelle 590.
 — -sprincip, Unentbehrlichkeit derselben 307. 309.
 — -sprocesse, bei ungeschlechtlicher Vermehrung wegfallend 307. 334.
 Semper, Augen auf dem Rücken gewisser Landschnecken (*Onchidium*) 776.
 Settegast, Saatkrähen als Beleg zur Nichtvererbung erworbener Eigenschaften 527.
 — Schwanzlose Fuchsrasse 520.
 Sexualeier, Unterschied von parthenogenetischen Eiern 196. 275.
 Sexualzellen, Entstehung derselben 240. 655.
 Sexuelle Fortpflanzung, ihre weite Verbreitung 80.
 Sida, Resorption der Eier 290.
 Siebold, v., C. Th., Entdeckung der Parthenogenese 682.
 — Parthenogenetische Fortpflanzung der Psychiden und Solenobien 357.
 — Eientwicklung bei d. Bienen 285.
 Singvögel, Lebensdauer derselben 43.
 Siphonophoren, Bildung der Keimzellen 243.
 Smerinthus ocellatus, Farbenwechsel der Raupe 476.
 — Tiliae, Dauer des Lebens 52.
 Solenobia triquetrella, Dauer des Lebens 52.
 — Tod der parthenogenetischen Form 70.
 — Parthenogenese bei denselben 684.
 Soma, Veränderung desselben durch äussere Einflüsse 468.
 Somatische Zellen 32. 33. 34. 128. 142. 169. 183. 189. 671.
 Somatogene Abänderungen 498. 651.
 Sonnenblume, Periodicität der Säfteströmung 486. 487. 488.
 Spanner - Raupen, Farbenwechsel 476.
 Spathogaster, Dauer des Lebens 56. 57.
 — Anzahl der Eier 57.
 Spencer, Herbert, Ueber das Verhältniss der ernährenden Flächen des Thieres zu seiner Grösse 7.
 — Ursprung der Musik 616.
 — Erscheinungen der Correlation 470.
 — Einfluss herabgesetzter Ernährung auf die geschlechtliche Fortpflanzung 292.
 Spermatoblasten 267.
 Spinner, Dauer des Imagolebens 19.
 — Verkümmerte Mundtheile 582.
 Spirogyra, Zelltheilung 262.
 Spongien, Richtungskörperchen 263.
 Spore, Synonym von Keim 177.
 Sprengel, Formen und Farben der Blumen 315.
 Stäbchenzahl, Halbierung derselben in den Ursamenzellen 697.
 Standorts-Modifikationen 327.

Steinadler, Dauer des Lebens 44.
Stoffwechsel 644. 645.

Strasburger, Wesen der Befruchtung 657. 665.

- Auffassung der Kernsubstanz als Idioplasma 665.
- Befruchtungsprocess der Phanerogamen 213. 657.
- Wesen der Vererbung beruht auf der Uebertragung einer Kernsubstanz von spezifischer Molekularstruktur 215. 654.
- Cyto-Idioplasma 217. 221. 222. 253. 654.
- Spezifische Eigenschaften der Organismen in den Zellkernen begründet 221.
- Ursprung der Parthenogenese 289.
- partielle Parthenogenese 290.
- Ansicht von der Parthenogenese 196. 288.
- Nucleoplasma auch bei parthenogenetischen Eiern auf die Hälfte reducirt 761.
- Richtungskörperchen bei Pflanzen 260. 269. 405.
- Kernstäbchen, Träger der Vererbungstendenzen 688.
- Reifung der Geschlechtszellen 242.
- Veränderung der Zellkerne im Laufe der Ontogenese 239.
- Die angenommene Identität der Tochterkerne bei der indirekten Kerntheilung kein Postulat der Theorie 195. 224.
- Einwurf gegen die Annahme von der Versendung des Keimplasmas auf bestimmten Wegen 195. 252.
- Spermakern und Eikern ihrer Natur nach nicht verschieden 299. 664. 890.
- Synergidenzellen der Phanerogamen 300.

Strausse, Fehlen der Flugorgane 552.

Strepsiptera, Ungleiche Lebensdauer der beiden Geschlechter 65. 66.

Stuhlmann, Reifung des Insekteneies 416.

Stummelschwanz beruht auf einem spontan eingetretenen Rückbil-

dungsprocess der Schwanzwirbelsäule 521.

Stumpf, C., Ursprung der Musik 616.

Succineen, Dauer des Lebens 62.

Swammerdam, Vertreter der Ovisten 681.

Tagesprobleme, Bemerkungen zu einigen 639.

Tagschmetterlinge, Dauer des Imagolebens 19.

— Art der Eiablage 20.

Talent, Entstehung und Vererbung desselben 108. 109. 110.

— Vereinigung mehrerer derselben in einem Menschen 110.

— Auftreten verschiedener, hochgradiger bei Gliedern ein und derselben Familie 110.

Taube, Dauer des Lebens 44.

Termiten, Dauer des Imagolebens bei Männchen und Weibchen 22. 47.

Thalberg 614.

Theilung, ungleiche, Ursache derselben bei der Abtrennung der Richtungskörper 402. 450.

— ungleiche bei den Spermazellen 402. 450.

— Die ursprüngliche Fortpflanzung der Monoplastiden 140. 142.

Thomson, William, Erklärung der Dispersion der Lichtstrahlen 650.

— Schleifensubstanz der Kerne kein Idioplasma 657.

Thuja occidentalis, Dorsoventraler Bau der Sprosse 472.

— Umkehrversuch des Sprosses, ein Fall doppelter Anpassung 474.

Thiere, Vermögen derselben, Musik zu hören 618. 619.

Tiara, Zahl der Idanten 730.

Tillina magna, Struktur des Thieres nach der Encystirung dieselbe wie vorher 137.

Tochterzellen, Körper derselben häufig der Grösse und Qualität nach verschieden 225. 226.

Tod, Definition 129. 130. 131.

— Ursache desselben 24. 25. 26.

- Tod, Nothwendigkeit desselben 27. 28. 66. 157. 160. 659.
- Zweckmässigkeit desselben 28. 127. 158.
 - Eine Anpassungserscheinung 29. 33. 67. 128. 159. 189.
 - Kein allen Organismen zukommendes Attribut 30. 31. 127.
 - beruht auf Trennung von somatischen und propagatorischen Zellen 34. 189.
 - physiologischer bei den Einzelligen 798.
 - natürlicher nur bei den Metazoen 189.
 - durch Katastrophe 69.
 - der Zelle im höheren Organismus 66.
 - der Zelle erst eingeführt mit den complicirten höheren Organismen 67. 128. 158.
 - künstlicher der einzelligen Wesen 138.
 - natürlicher bei einzelligen Wesen unmöglich 139.
 - Eine Folge der Fortpflanzung 140. 147. 149. 155. 184.
 - natürlicher bei den Einzelligen 677.
- Tölpel (Sula), Sammeln der Eier 45.
- Transformationen, Innere Ursachen derselben 307. 311. 313. 319
- erfolgen in kleinsten Schritten 307. 321. 323.
 - Grundlage derselben die individuelle Variation 307. 323.
- Transmutationsursachen 478.
- Trematoden, parasitisch in Mollusken 64.
- Trichoplax adhaerens 166.
- Tridacna gigas, Dauer des Lebens 63.
- Trinchese, Richtungskörperbildung bei Nacktschnecken 227. 271.
- Truthahn, Dauer des Lebens 44.
- Umwandlung, correspondirende 484. 485.
- Ein Beweis dagegen aus inneren Gründen 308. 363.
- Ungleichheit der Kinder eines Elternpaares 402. 459.
- Unio, Dauer des Lebens 63. 64.
- Unsterblichkeit, Nachtheiligkeit für die Art 27. 28.
- Unsterblichkeit der Amöben 30.
- der niederen, einzelligen Organismen 30. 79. 127. 189. 810.
 - der Infusorien 30.
 - der Kernsubstanz der Propagationszellen 39. 128. 182.
 - definirt als eine unendlich erscheinende Dauer 40.
- Unterschiede, individuelle 323.
- Ureier 698.
- Urkeimzellen, ontogenetische Wanderung derselben 251.
- Urostyle grandis, Kernstäbchen im Micronucleus 777.
- Ursachen, indirekte der geschlechtlichen und parthenogenetischen Fortpflanzung 196. 292.
- direkte der geschlechtlichen und parthenogenetischen Fortpflanzung 196. 294. 295.
- Ursamenzellen 696. 697.
- Halbierung der in denselben enthaltenen Stäbchenzahl 697.
- Urzeugung 40. 41. 42.
- Valaoritis, Physiologischer Werth einer Zelle 299.
- Entstehung der Geschlechtszellen der Wirbelthiere 235.
- Vanessa levana, Eiablage 107.
- cardui, Dauer des Lebens 51.
 - prorsa, Dauer des Lebens 51.
 - urticae, Dauer des Lebens 51.
- Variabilität, individuelle, unentbehrliche Voraussetzung aller Selectionsprocesses 785.
- Quelle derselben, Die stete Vermischung der individuellen Vererbungstendenzen 785.
 - Ursache derselben schon in den Keimzellen gelegen 117.
 - Ursprung derselben bei den Einzelligen 307. 338.
 - Schwierigkeit der Herleitungen derselben 307. 323.
- Variation, individuelle, als Grundlage der Transformationen 307. 323.
- individuelle, Quelle derselben in der sexuellen Fortpflanzung 307. 330. 331.
- Veränderungen, erworbene, Vererbung derselben 308. 374. 651.
- Verbildung 526.

- Verbildung erworbener Eigenschaften 324. 383. 511. 563. 637.
- Vererbbarkeit erworbener Charaktere 86. 90. 167. 202. 324. 670. 671.
- erworbener Abänderungen 91. 93. 101. 168. 201. 308. 600.
- Vererbung 35. 36. 73. 77. 79. 323.
- erworbener Eigenschaften, vermeintliche botanische Beweise dafür 465. 471.
- passant erworbener Eigenschaften bei Pflanzen 492. 495.
- von Verletzungen, scheinbare 505.
- von Verstümmelungen 508. 670.
- functioneller Hypertrophie oder Atrophie 512.
- Die sexuelle Fortpflanzung erhaltend 307. 351.
- bei parthenogenetischer Fortpflanzung 677. 735.
- Vorgang derselben an das Idioplasma gebunden 652.
- künstlich erzeugter Missbildungen 92. 324.
- -anlagen eines Individuums in einer Zelle 797.
- -erscheinungen, Erklärung derselben auf Grund einer Continuität des Keimplasmas 220.
- -ssubstanz der Eltern, ihre Selbstständigkeit bewahrend 702. 703.
- -ssubstanz 426. 693.
- -stheorie von W. K. Brooks 308. 390.
- Verhältniss von Lebensdauer zur Körpergrösse 6.
- Verjüngung, Erneuerung der Lebenskraft 793.
- -s- und Vermischungs-Theorie 677. 791. 793.
- -sprocess der einzelligen Wesen 129. 662.
- Verkümmerung in Folge Nichtgebrauch einzelner Theile oder Organe 96.
- Verkürzung der normalen Lebensdauer 186.
- Vermischung der Individuen 693.
- Vernichtungsziffer 185.
- „Versehen“ bei Schwangeren 540. 541. 542.
- Vespa, Dauer des Lebens der Arbeiterinnen 60.
- Vines, Einwand gegen die Ansicht über Entstehung der Variationen 667.
- Sexuelle Fortpflanzung fördert die Variation 669.
- Einwände gegen die Unsterblichkeit der Einzelligen, sowie der Keimzellen der mehrzelligen Organismen 641. 648.
- Parthenogenese bei Pflanzen 758.
- Virchow, Selbstthätige Ernährung der Zelle 34.
- Vita minima 55. 134. 135. 138.
- Vitrinen, Dauer des Lebens 62.
- Vögel, Zerstörung der Brut 15.
- Dauer des Lebens 13. 43.
- Zahl der Eier 14.
- Vogler 607.
- Volkman, Robert 607.
- Volvocineen, Fortpflanzung 244. 245. 301.
- Entstehung der Keimzellen 246. 646.
- Vries, de, Umwandlung der idealen Pangenesis in eine reale 651.
- Pangenese 708. 709.
- Mischung der im Keimplasma enthaltenen Anlagen 709.
- Chromatophoren der Algen 671.
- W**achsthumsdauer des Menschen 7.
- des Pferdes 8.
- Waldeyer, Schleifensubstanz der Kerne 656.
- Wale, Anpassung an das Wasserleben 317.
- Wassergehör derselben 317.
- Verkümmerung des Geruchsorgans 557.
- Wallace, A., Definition der Naturzüchtung 565.
- Ueber die Stabilität in der Zahl der gleichzeitig lebenden Individuen 15.
- Walfisch, Dauer des Lebens 6. 16.
- Wasserflöhe, Verkümmerung zweier Kieferpaare 101.
- Wassermolch, Phylogenese des Auges 567.
- Weber 607.

- Wechsel, regelmässiger von Parthenogenese und geschlechtl. Fortpflanzung 796.
- Wechselfortpflanzung 353. 358.
- Weidenspinner, Dauer des Larvenlebens 18.
- Wespen, Dauer des Imagolebens bei Männchen und Weibchen 22. 59.
- Parthenogenese bei denselben 684.
- Anlegung der 3 Beinpaare ihrer Vorfahren im Embryo 101.
- Whitman, Schleifensubstanz der Kerne 656.
- Wildschwein, Dauer des Lebens 16.
- Will, Bildung des Eifollikelepithels 269.
- Keine Richtungskörperchen bei parthenogenetischen Eiern von Blattläusen gefunden 417.
- Windenschwärmer, Eiablage 186.
- Winterschlaf der Insekten 46. 55.
- Wirbelthiere, Abspaltung der Keimzellen von den Zellen des Körpers 81.
- Wirkung, combinatorische der sexuellen Fortpflanzung 307.
- Witlaczil, vermisst Richtungskörperchen bei parthenogenetischen Eiern von Blattläusen 417.
- Würmer, Schmarotzer 558.
- Richtungskörperchen 264.
- Wurzelfüsser, Vermehrung durch Theilung 79.
- Dauer der Theilung 9.
- Zaunkönig, Dauer des Lebens 5.
- Zelle, Theilung derselben 262.
- Verhältniss zum Kern 196. 283. 284.
- Tod derselben 132.
- von embryonalem Charakter 236. 237. 250.
- Zweckmässigkeit der lebenden Wesen, Erklärung derselben 590.
- Zwillinge, identische 743. 750.

